CANADIAN SPECIAL PUBLICATION OF FISHERIES AND AQUATIC SCIENCES 102

PUBLICATION SPÉCIALE CANADIENNE DES SCIENCES HALIEUTIQUES ET AQUATIQUES 102

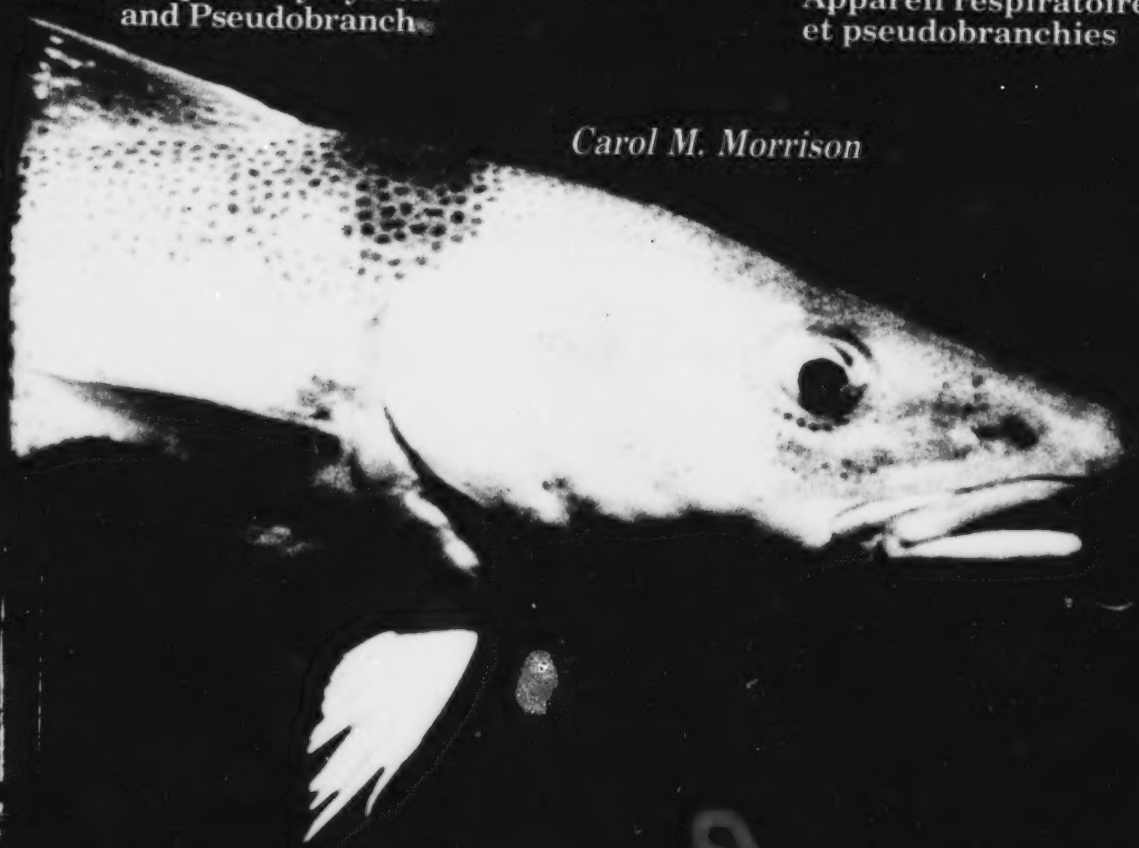
Histology of the Atlantic Cod, *Gadus morhua:* An Atlas

Part Two. Respiratory System and Pseudobranch

Atlas d'histologie de la morue franche, *Gadus morhua*

Deuxième partie. Appareil respiratoire et pseudobranchies

Carol M. Morrison



Fisheries and Oceans Pêches et Océans

Canada

89-04059/

Canadian Special Publication of
Fisheries and Aquatic Sciences 102

Publication spéciale canadienne des
sciences halieutiques et aquatiques 102

Histology of the Atlantic Cod, *Gadus morhua:* An Atlas

Part Two. Respiratory system and Pseudobranch

Carol M. Morrison

Department of Fisheries and Oceans
Fisheries and Environmental Sciences
Halifax Research Laboratory
P.O. Box 550
Halifax, Nova Scotia B3J 2S7

Atlas d'histologie de la morue franche, *Gadus morhua*

Deuxième partie. Appareil respiratoire et pseudobranchies

Carol M. Morrison

Ministère des Pêches et des Océans
Pêches et sciences de l'environnement
Laboratoire de recherches de Halifax
C.P. 550
Halifax (Nouvelle-Écosse) B3J 2S7

Scientific Excellence
Resource Protection & Conservation
Benefits for Canadians

DEPARTMENT OF FISHERIES AND OCEANS
Ottawa 1988

Excellence scientifique
Protection et conservation des ressources
Bénéfices aux Canadiens

MINISTÈRE DES PÊCHES ET DES OCÉANS
Ottawa 1988

Published by
Fisheries and Oceans
Communications Directorate

Publié par
Pêches et Océans
Direction générale des communications

Ottawa K1A 0E6

©Minister of Supply and Services Canada 1988

Available in Canada through Associated Bookstores and other booksellers or by mail from
Canadian Government Publishing Centre
Supply and Services Canada
Ottawa, Canada K1A 0S9

Catalogue No. Fs 41-31/102
ISBN 0-660-54249-8
ISSN: 0706-6481

Price subject to change without notice

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, without the prior written permission of the Publishing Services, Canadian Government Publishing Centre, Ottawa, Canada K1A 0S9.

©Ministre des Approvisionnements et Services Canada 1988

En vente au Canada par l'entremise des
Librairies associées et autres libraires
ou par la poste auprès du
Centre d'édition du gouvernement du Canada
Approvisionnements et Services Canada
Ottawa (Canada) K1A 0S9

N° de catalogue: Fs 41-31/102
ISBN: 0-660-54249-8
ISSN: 0706-6481

Prix sujet à changement sans avis préalable

Tous droits réservés. On ne peut reproduire aucune partie du présent ouvrage, sous quelque forme ou par quelque procédé que ce soit (électronique, mécanique, photographique) ni en faire un enregistrement sur support magnétique ou autre pour fins de dépistage ou de diffusion, sans autorisation écrite préalable des Services d'édition, Centre d'édition du gouvernement du Canada, Ottawa, Canada K1A 0S9.

Director-General: Nicole Deschênes
Director: J. Camp
Editorial and Publishing Services: Gerald J. Neville
Typesetter: Graph Comp Design
Printer: Kromar Printing Ltd., Winnipeg

Correct citation for this publication:

MORRISON, C. M. 1988. Histology of the Atlantic cod, *Gadus morhua:* an atlas. Part Two. Respiratory System and Pseudobranch. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 102: 91 p.

Directeur générale: Nicole Deschênes
Directeur: J. Camp
Services de rédaction et d'édition: G.J. Neville
Composition : Graph Comp Design
Imprimeur : Kromar Printing Ltd., Winnipeg

On devra référer comme suit à cette publication :

MORRISON, C. M. 1988. Atlas d'histologie de la morue franche, *Gadus morhua*. Deuxième partie. Appareil respiratoire et pseudobranchies. Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat. 102 : 91 p.

Contents

Abstract iv

Acknowledgements iv

Introduction 1

Methods 1

Respiratory System 2

- Gill arches and filaments 2
- Interlamellar region 6
- Gill lamellae 9
- Rakers 11
- Common abnormalities 11

Pseudobranch 12

References 15

List of Plates 20

Table des matières

Résumé iv

Remerciements iv

Introduction 1

Méthodes 1

Appareil respiratoire 2

- Arc et filaments branchiaux 2
- Région interlamellaire 6
- Lamelles branchiales 9
- Branchicténies 11
- Anomalies communes 11

Pseudobranchies 12

Références 15

Liste des planches 20

Abstract

MORRISON, C.M. 1988. Histology of the Atlantic cod, *Gadus morhua:* an atlas. Part two. Respiratory system and Pseudobranch. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 102: 91 p.

This is the second in a series of atlases of cod histology, the first being the "Digestive tract and associated organs" (Morrison 1987). The light, transmission and scanning electron microscopy of the gill arch with its rakers and teeth-bearing projections, the gill filament and its lamellae, and the pseudobranch are described. Corrosion casts were made of the gill lamellae to demonstrate the blood supply.

Résumé

MORRISON, C.M. 1988. Atlas d'histologie de la morue franche, *Gadus morhua*. Deuxième partie. Appareil respiratoire et pseudobranchies. Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat. 102: 91 p.

Le présent document est le deuxième d'une série d'atlas sur l'histologie de la morue, le premier portant sur le tube digestif et les organes annexes (Morrison, 1987). L'atlas décrit les arcs branchiaux avec leurs branchicténies et leurs projections dentigères, les filaments branchiaux et leurs lamelles ainsi que les pseudobranchies au moyen de micrographies prises au microscope optique et au microscope électronique à transmission et à balayage. Des pièces moulées des lamelles branchiales obtenues par corrosion ont été exécutées afin de montrer le système circulatoire.

Acknowledgements

Vivian Marryatt prepared the paraffin embedded material for light microscopy, and aided with preparation of specimens for resin embedding for light- and electron microscopy. Dr. R. Boutilier injected the cod with methyl methacrylate for preparation of the corrosion cast. Dr. P. Stoffyn operated the Cambridge Scanning Electron Microscope for us, and Dr. P. Odense and C. Collings the J.E.O.L. Scanning Electron Microscope. I am indebted to both for their help and for the use of their machines. I also wish to thank Dr. Scarratt, Dr. Hansell and Anne Moore for their careful reviews of this manuscript, and helpful comments; and Vikki Clayton for the painstaking retyping required.

Remerciements

Le matériel inclus dans la paraffine utilisé en microscopie optique a été préparé par Vivian Marryatt; elle a également participé à la préparation des spécimens inclus dans la résine utilisés pour les études en microscopie optique et électronique. Le Dr R. Boutilier a injecté le méthacrylate de méthyle aux morues en vue de la préparation de la pièce moulée par corrosion. Le Dr P. Stoffyn a bien voulu prêter sa collaboration en se chargeant du travail au microscope électronique à balayage Cambridge, et le Dr P. Odense et C. Collings, de celui au microscope électronique à balayage (J.E.O.L.). Je suis redevable à ces deux personnes pour leur collaboration et l'utilisation de leurs appareils. Je désire également remercier le Dr Scarratt, le Dr Hansell et Anne Moore pour avoir bien voulu revoir le présent manuscrit et me faire part de leurs commentaires, et Vikki Clayton pour son travail soigné de dactylographie.

Introduction

There are many descriptions of the histology of gills and pseudobranchs of fish (Yasutake and Wales 1983; Groman 1982). There has been special interest in fish gills because the lamellae, in particular, are sensitive to environmental changes. In studies of wild marine fish it was found that the gills had more abnormalities than the other tissues studied (Morrison et al. 1986; Murchelano et al. 1986). Many studies show that gills are sensitive to pollutants (Mallatt 1985), although most changes occur after exposure to nearly lethal doses, when gill ventilation rate and oxygen consumption increase thus exposing the gills to greater volumes of water (Johnstone and Hawkins 1980). It is therefore valuable to have a good knowledge of the normal structure of gills in order to evaluate such changes. However, some abnormalities are found so frequently that descriptions of them have been included in this account of gill and pseudobranch structure.

There are no complete studies of the gill structure in cod. The chloride cells have been described (Oberg 1967), and the gill lamellae of other gadoids such as *Pollachius pollachius* [*Gadus pollachius*], have been studied (Hughes and Grimstone 1965). Pettersson and Nilsson (1979) published an account of the branchial innervation of cod. The ultrastructure of the cod pseudobranch has never been described, although there are descriptions of the "pseudobranch tumour" or "X-cell lesion" in the pseudobranch of cod (Watermann and Dethlefsen 1980; Morrison et al. 1982; Lange and Johannessen 1977; Alpers et al. 1977).

Introduction

L'histologie des branchies et des pseudobranchies des poissons a fait l'objet de nombreuses descriptions (Yasutake et Wales, 1983; Groman, 1982). Les chercheurs se sont penchés en particulier sur les branchies parce que les lamelles, notamment, sont sensibles aux changements que subit le milieu. Dans le cadre d'études de poissons marins à l'état sauvage, les chercheurs ont remarqué que les branchies portaient plus de malformations que les autres tissus examinés (Morrison *et al.*, 1986; Murchelano *et al.*, 1986). Plusieurs études montrent que les branchies sont sensibles aux polluants (Mallatt, 1985), bien que la plupart des changements se produisent après une exposition à des doses presque mortelles, lorsque le taux de ventilation des branchies et la consommation d'oxygène augmentent, exposant ainsi les branchies à de plus grands volumes d'eau (Johnstone et Hawkins, 1980). Il est donc utile de posséder une bonne connaissance de la structure normale des branchies afin d'évaluer ces changements. Toutefois, certaines anomalies sont si souvent présentes que leur description a été incluse dans la présente étude de la structure des branchies et des pseudobranchies.

Il n'existe pas d'étude complète de la structure des branchies chez la morue. Les cellules acidophiles, dites à chlorure, ont été décrites (Oberg, 1967), et les lamelles branchiales d'autres gadoïdes comme *Pollachius pollachius* [*Gadus pollachius*] ont été étudiées (Hughes et Grimstone, 1965). L'innervation des branchies chez la morue a fait l'objet d'un travail publié par Pettersson et Nilsson (1979). L'ultrastructure des pseudobranchies de la morue n'a jamais été décrite, bien qu'il existe des descriptions de la « tumeur de la pseudobranchie » ou de la « lésion de la cellule X » au niveau de la pseudobranchie chez la morue (Watermann et Dethlefsen, 1980; Morrison *et al.*, 1982; Lange et Johannessen, 1977; Alpers *et al.*, 1977).

Methods

Cod were caught by local inshore fishing boats and kept in live-holding facilities in our laboratory. They were processed for histology within a few days. Before fixation the cod were anaesthetized in MS222. This produces changes in the blood volume in the lamellae (Soivio and Hughes 1978) but such factors as catching the fish and holding them in our tanks probably also produced structural changes.

Gross Morphology

Photographs of the gills were taken with a mounted camera with a macro-lens, and with the Tessovar Zeiss photomacrographic zoom system.

Light Microscopy — (L.M.)

Paraffin Embedding — The tissues were fixed in 10% buffered formalin, dehydrated in ethanol, cleared in toluene, embedded in paraffin and sectioned at 6–10 μm. Sections were stained in Harris' haematoxylin and eosin (H. & E.), the periodic acid — Schiff (P.A.S.) and alcian blue stains (Humason 1979), and a combination

Méthodes

Les morues ont été capturées par les bateaux de pêche côtière de la région et conservées dans des viviers au laboratoire. Elles ont été traitées en général dans les jours qui ont suivi en vue de l'étude histologique. Avant de procéder à la fixation, les morues ont été anesthésiées au MS222. Cette technique modifie le volume de sang dans les lamelles (Soivio et Hughes, 1978), mais des facteurs comme la capture du poisson et sa conservation dans les viviers modifient sans doute aussi les structures.

Morphologie macroscopique

Les photographies des branchies ont été prises au moyen d'une caméra sur trépied à objectif de type macro et du zoom photomacrographique Zeiss.

Microscopie optique — (MO)

Inclusion dans la paraffine — Les tissus ont été fixés à l'aide d'une solution tamponnée de formol à 10 %, déshydratés par passage dans de l'éthanol, éclaircis au toluène, inclus dans de la paraffine et coupés en tranches de 6 à 10 μm. Les colorants utilisés sont la coloration de Harris à l'hématoxyline-éosine, le colorant à l'acide périodique — Schiff (PAS), le bleu alcian

Verhoeff's elastic and Masson's trichrome stain (V.E.M.T.), (O'Conner and Valle 1982).

Resin Embedding — The tissues were fixed in 4% freshly depolymerised paraformaldehyde in 0.1 M phosphate buffer with 2½% w/v sucrose, dehydrated in alcohol then embedded in JB4 resin. Tissues were oriented using pressure-sensitive tape (Golick and Federman 1985). Blocks were sectioned at 2–4 μm, and stained using the same H. & E. stain as that used for paraffin sections except that sections were dried using compressed gas (Jet duster, Marivac Ltd, 1872 Garden Street, Halifax, N.S. B3H 3R6) instead of solvents. The Van Gieson (Dougherty 1981), and chromotrope 2R/methylene blue (Dougherty and King 1984) stains were also used.

Electron Microscopy (T.E.M. and S.E.M.)

Tissues were usually fixed in 1% glutaraldehyde and 4% formaldehyde in 0.1 M phosphate buffer (Karnovsky's fixative) for scanning and transmission electron microscopy. A few specimens of gill were fixed in 2% glutaraldehyde in filtered seawater adjusted to pH 7.2. After osmication these samples were dehydrated in acetone. They were critical point dried, coated with palladium or gold in a Hummer (Technics, Alexandria, VA.) and viewed in a J.E.O.L. or Cambridge scanning electron microscope (S.E.M.) or embedded in resin and cured. These resin blocks were sectioned at ½ μm and stained with toluidine blue for light microscopy to check orientation of the specimen, and to make sure required tissues were sectioned. Thin sections were then prepared and stained with 25% uranyl acetate in methanol and lead citrate (Stempack and Ward 1964) and observed in an HS9 transmission electron microscope (T.E.M.).

A corrosion cast of the gills of one fish was produced by injection of methyl methacrylate through the ventral aorta, as described by Farrell (1980).

Respiratory System

Gill Arches and Filaments

The gills are the main site of gas exchange in most fish, although it also occurs through the skin surface (Harder 1975a). In the cod there are four gill arches, each subtending two rows of gill filaments (Plate 1, Fig. 1 and 2; Plate 2, Fig. 1). The general arrangement of the gill arch, gill filaments, and gill lamellae is shown in Diagram 1. As described in Part One of this atlas (Morrison 1987), the first gill arch has an anterior row of rakers, and posterior row of small projections which bear teeth (Plate 1, Fig. 2 and 3). The second and third arches have two rows of projections with teeth (Plate 1, Fig. 2 and Plate 2, Fig. 2), and the fourth only one anterior row, since the posterior

(Humason, 1979), et une combinaison de la coloration de Verhoeff pour les fibres élastiques et du trichrome de Masson (VEMT) (O'Conner et Valle, 1982).

Inclusion dans la résine — Les tissus ont été fixés dans une solution de paraformaldéhyde fraîchement dépolymérisé (4 %) dans un tampon phosphate 0,1 M avec 2½ % de sucrose p/v, déshydratés à l'alcool puis inclus dans la résine JB4. Les tissus ont été orientés au moyen d'un ruban auto-collant (Golick et Federman, 1985). Les blocs ont été coupés en tranches d'une épaisseur comprise entre 2 et 4 μm, et colorés avec le colorant H & E utilisé pour les coupes à la paraffine, sauf que les coupes ont été séchées à l'aide de gaz comprimé (Jet duster, Marivac Ltd, 1872, Garden Street, Halifax (N.-É.) B3H 3R6) au lieu de solvants. On a également utilisé la méthode de Van Gieson (Dougherty, 1981), et la coloration au chromotrope 2R et bleu de méthylène (Dougherty et King, 1984).

Microscopie électronique (MET et MEB)

Pour l'étude en microscopie électronique à balayage et à transmission, les tissus ont été fixés en général par passage dans une solution de glutaraldéhyde 1 % et de formaldéhyde 4 % dans un tampon phosphate 0,1 M (solution de Karnovsky). Quelques spécimens de branchies ont été fixés par passage dans une solution de glutaraldéhyde 2 % dans de l'eau de mer filtrée de pH 7,2. Après imprégnation à l'anhydride osmique, les échantillons ont été déshydratés à l'acétone. Ils ont été séchés au point critique, enrobés de palladium ou d'or dans un Hummer (Technics, Alexandria (VA)) et observés à l'aide d'un microscope électronique à balayage (MEB) JEOL ou Cambridge, ou inclus dans une résine et durcis. Ces blocs de résine ont été coupés en tranches d'une épaisseur de ½ μm et celles-ci ont été colorées au bleu de toluidine et observées au microscope optique afin de vérifier l'orientation du spécimen et de s'assurer que les coupes ont été effectuées dans le bon tissu. Des coupes minces ont ensuite été préparées et colorées à l'acétate d'uranyl à 25 % dans le méthanol et le citrate de plomb (Stempack et Ward, 1964) et examinées au microscope électronique à transmission (MET) de type HS9.

Pour obtenir une pièce moulée par corrosion des branchies d'un poisson, du méthacrylate de méthyle a été injecté dans l'aorte ventrale selon la technique décrite par Farrell (1980).

Appareil respiratoire

Arcs et filaments branchiaux

Les branchies sont le principal site d'échange gazeux chez la plupart des poissons, bien que les échanges puissent également s'effectuer par la surface cutanée (Harder, 1975a). La morue possède quatre arcs branchiaux, chacun sous-tendant deux rangées de filaments branchiaux (planche 1, fig. 1 et 2; planche 2, fig. 1). La disposition générale de l'arc branchial, des filaments branchiaux et des lamelles branchiales est illustrée dans le schéma 1. Comme l'auteur (Morrison, 1987) l'a déjà décrit dans la première partie de l'atlas, le premier arc branchial porte une rangée de branchicténies et une rangée de petites projections dentées (planche 1, fig. 2 et 3). Les deuxième et troisième arcs portent deux rangées de projections garnies de dents (planche 1,

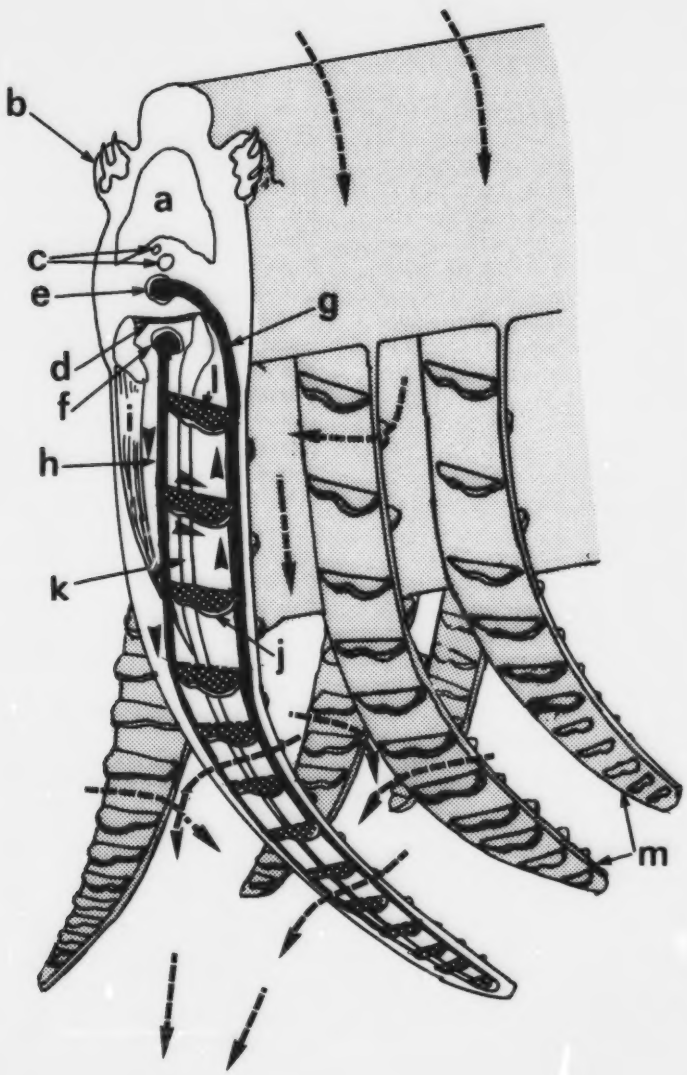


DIAGRAM 1. Portion of gill arch of cod showing position of gill filaments and lamellae, and direction of water and blood flow. a. Gill arch skeleton, b. Tooth-bearing projection, c. Nerves, d. Ligament, e. Efferent arch artery, f. Afferent arch artery, g. Efferent filament artery, h. Afferent filament artery, i. Adductor muscle, j. Lamella of gill filament, k. Gill ray, l. Lamellar capillary sheet, m. Gill filaments. ----> Direction of water flow; > Direction of blood flow.

SCHÉMA 1. Section d'un arc branchial de morue illustrant la position des lamelles et des filaments branchiaux, et la direction de l'eau et du courant sanguin. a. Squelette de l'arc branchial, b. Projection dentée, c. Nerfs, d. Ligament, e. Artère efférente de l'arc, f. Artère afférente de l'arc, g. Artère efférente du filament, h. Artère afférente du filament, i. Muscle adducteur, j. Lamelle du filament branchial, k. Rayon branchial, l. Feuillet capillaire de la lamelle, m. Filaments branchiaux. ---> Sens de la circulation de l'eau; > Sens de la circulation du sang.

border of the gill arch is attached to the floor of the pharynx (Plate 2, Fig. 1 and 3), where there is a dentigerous plate (Chiasson 1980; Morrison 1987: Plate 1, Fig. 2). Spines have been described on the rakers or projections on the gill arches of several species of fish using scanning electron microscopy only (Hossler et al. 1979a, 1985, and 1986), but our finding raises the possibility that these spines are teeth.

The gill arch is curved at its dorsal attachment (Plate 2, Fig. 1). It is supported by a series of bones, consisting of (from ventral to dorsal), a hypobranchial, ceratobranchial and epibranchial bone. Ventrally the hypobranchials attach to central basibranchial bones. Dorsally the epibranchials attach to central pharyngobranchial bones (Chiasson 1980; Caillet et al. 1986). When the gill arch is sectioned and stained the bone can be seen to consist of central cartilage with PAS and Alcian blue positive ground substance, surrounded by acellular bone permeated by channels containing some fibrous material and small capillaries (Plate 3, Fig. 1 and 2; Plate 4, Fig. 1 and 2). Most "higher" orders of fish do not possess cellular bone of the mammalian type (Harder 1975b; Moss 1961a and b, 1965).

The gill arch is covered with squamous epithelial cells with microridges on the surface, and mucous cells (Plate 4, Fig. 2 and Plate 5, Fig. 1). As reported by Hossler et al. (1985) taste buds are found mainly on the pharyngeal surface (Plate 5, Fig. 2 and 3). The tooth-bearing projections also occur on this surface (Plate 5, Fig. 3 and 4). In sections of these projections the central pulp cavity, vasodentine covering and enameloid cap, and the hinge and ligament which attach the tooth to the adjacent bone can be seen. These features have been shown in the other teeth in the jaws and pharynx of cod (Morrison 1987).

A striated adductor muscle is present at the base of the gill filament (Plate 4, Fig. 3 and 4). An abductor muscle has been described in some fish, but none was found in cod. There is a ligament which runs between the bases of the lower cartilage blocks of the filaments (Plate 4, Fig. 1 and 3), and this probably returns the filaments to their normal position after adduction, as described by Bijtel (1949). According to Bijtel the adductor muscles are used only to bring the filaments together during coughing movements so that the gills can be cleared of debris, whereas according to Hughes (1980) there may be rhythmic movements of the adductor muscles during normal respiration.

The gills are supplied with blood from the heart via the ventral aorta (Plate 6, Fig. 1), which forms eight afferent branchial arteries, each of which bifurcates to form the afferent arch arteries. These supply the gill filaments through the afferent filament arteries (Farrell 1980). These arteries contain deoxygenated blood, but are termed arteries since they occur between the heart and the consumer organ (Harder 1975a). After gas exchange in the lamellae of the filaments, oxygenated blood travels through the efferent filament arteries to the efferent arch arteries. These unite to form the dorsal aorta. The afferent and efferent arch arteries can be seen in sections of the gill arch (Plate 3, Fig. 1 and 2), and the filament arteries can also sometimes be seen in sectioned material (Plate 4, Fig. 1

fig. 2 et planche 2, fig. 2), et le quatrième arc ne porte qu'une seule rangée antérieure de projections étant donné que le bord postérieur de l'arc est soudé au plancher du pharynx (planche 2, fig. 1 et 3) où se trouve une plaque dentigère (Chiasson, 1980; Morrison, 1987 : planche 1, fig. 2). Des examens effectués seulement au microscope électronique à balayage ont révélé la présence d'épines sur les branchicténies ou de projections sur les arcs branchiaux de plusieurs espèces de poissons (Hossler *et al.*, 1979a, 1985 et 1986), mais d'après nos observations, ces épines pourraient être des dents.

L'arc branchial décrit une courbe à son point de fixation dorsal (planche 2, fig. 1). Il est soutenu par une série d'os comprenant (de la face ventrale à la face dorsale) un hypobranchial, un cératobranchial et un épibranchial. Sur la face ventrale, les hypobranchiaux s'attachent au centre des basibranchiaux. Sur la face dorsale, les épibranchiaux s'attachent au centre des pharyngobranchiaux (Chiasson, 1980; Caillet *et al.*, 1986). Une coupe colorée au PAS et au bleu alcian d'un arc branchial montre que l'os est composé de cartilage central et de substance fondamentale positive, entouré d'os acellulaire traversé par des canaux contenant une substance fibreuse et de petits capillaires (planche 3, fig. 1 et 2; planche 4, fig. 1 et 2). Les poissons des ordres « supérieurs » ne possèdent pas d'os cellulaire comme celui des mammifères (Harder, 1975b; Moss, 1961a et b, 1965).

L'arc branchial est tapissé de cellules épithéliales pavimenteuses portant des microcrêtes à leur surface, et de cellules muqueuses (planche 4, fig. 2 et planche 5, fig. 1). Comme l'a indiqué Hossler et ses collaborateurs (1985), les bourgeons du goût se trouvent surtout sur la surface pharyngienne (planche 5, fig. 2 et 3). Celle-ci porte également des projections dentées (planche 5, fig. 3 et 4). Sur les coupes de ces projections, on peut voir la cavité pulpaire centrale, la couche de vasodentine et la capsule d'énaméloïde, la charnière et le ligament qui unissent la dent à l'os adjacent. Ces structures ont déjà été illustrées dans le cas d'autres dents se trouvant dans les mâchoires et le pharynx de la morue (Morrison, 1987).

À la base du filament branchial se trouve un muscle adducteur strié (planche 4, fig. 3 et 4). Chez certains poissons, on a déjà décrit un muscle abducteur, mais aucun n'a été trouvé chez la morue. Un ligament relie la base des pièces cartilagineuses inférieures des filaments (planche 4, fig. 1 et 3), et c'est ce qui permet sans doute aux filaments de reprendre leur position normale après une adduction, comme l'a décrit Bijtel (1949). D'après celui-ci, les muscles adducteurs ne servent qu'à rapprocher les filaments pendant les mouvements de toux de façon à permettre l'expulsion des détritus accumulés sur les branchies, tandis que Hughes (1980) prétend que les muscles adducteurs seraient animés de mouvements rythmiques pendant le cycle normal de respiration.

Le sang qui irrigue les branchies vient du cœur par l'aorte ventrale (planche 6, fig. 1) qui forme huit artères branchiales afférentes, chacune bifurquant pour donner naissance aux artères afférentes de l'arc. Celles-ci alimentent les filaments branchiaux par le biais des artères afférentes des filaments (Farrell, 1980). Ces artères transportent le sang désoxygéné, mais elles sont appelées artères étant donné qu'elles se trouvent entre le cœur et l'organe consommateur (Harder, 1975a). Après l'échange gazeux dans les lamelles des filaments, le sang oxygéné circule dans les artères efférentes des filaments vers les artères efférentes des arcs. Celles-ci s'unissent pour former l'aorte dorsale. Des coupes de l'arc branchial montrent les artères

and 3; Plate 8, Fig. 1 and 3). Nerves are present between the bone of the arch and the efferent arch artery.

Gill filaments occur in two rows on each gill arch. Each row is known as a hemibranch, both rows as the holobranch. Each filament is supported by a gill ray, consisting of central cartilage surrounded near the base by bone (Plate 4, Fig. 4; Plate 6, Fig. 2, 3 and 4; Plate 7; Plate 8, Fig. 1). The afferent and efferent filament arteries can be seen in cross and sometimes longitudinal sections of the filament, with lamellar arterioles supplying the lamellar capillary sheet (Plate 6, Fig. 2; Plate 8, Fig. 3). The lamellae are usually seen in cross section whether the filament is sectioned longitudinally or transversely (Plate 6, Fig. 2 and 3) because they are angled to the filament (Plate 6, Fig. 4). Each filament subtends lamellae which are higher on the side containing the efferent filament artery, which receives the water flow, than on the afferent side (Plate 9, Fig. 1 and 3). The lamellae decrease in size towards the tip (Plate 9, Fig. 2). The path of blood from the afferent filament artery through the afferent lamellar arteriole to the lamellar capillary sheet, then through the efferent lamellar arteriole to the efferent filament artery is more easily seen using a corrosion cast. To make such a cast the blood vessels are replaced by resin, and the surrounding tissues are removed with sodium or potassium hydroxide (Plate 9, Fig. 3 and 4). The tissues of the gill arch receive oxygenated blood from the efferent companion vessel, which accompanies the efferent filament artery. This is not seen in our preparation, possibly because perfusion with the resin was not complete. Venous blood and lymph from these tissues collect in the central sinus (Plate 6, Fig. 2). For unknown reasons this sinus is smaller in histological sections of marine- as opposed to freshwater fish (Vogel and Kock 1981), but is well-visualized in corrosion plastic casts of ling cod by using retrograde as well as orthograde perfusion with resin (Farrell 1980). Blood flows from the central sinus to the sinus venosus via afferent companion vessels which run alongside the afferent filament artery.

The side of the filament containing the afferent filament artery is wider than that containing the efferent filament artery. Since the lamella is highest on the side of the filament containing the efferent filament artery (Diagram 1), the two rows of lamellae arising from the filament can be more easily seen on the efferent (Plate 10, Fig. 1) than on the afferent (Plate 10, Fig. 2) side. The filament is covered with epithelial cells on which microridges (Plate 10, Fig. 3) can be distinguished. Between these epithelial cells are many mucous cells (Plate 10, Fig. 4; Plate 8, Fig. 2 and 3). The epithelial cells, like those of the lamellae, contain the normal cell organelles, including many mitochondria. These epithelial cells also contain electron-dense granules in the apical cytoplasm, and have microridges on the surface (Plate 11, Fig. 1). Degenerating cells were more often seen on the gill filament than on the lamella. In one specimen rodlet cells were found among the epithelial cells (Plate 11, Fig. 2). Rodlet cells have been described in the gills of several species of fish (Morrison and Odense 1977; Mattey et al. 1979). The centre of the filament contains fibroblasts joined by desmosomes (Plate 11, Fig. 1). Wandering cells (mono-

afférentes et efférentes des arcs (planche 3, fig. 1 et 2), et des coupes de tissu montrent parfois les artères des filaments (planche 4, fig. 1 et 3; planche 8, fig. 1 et 3). Les nerfs se trouvent entre l'os de l'arc et l'artère efférente de l'arc.

Chaque arc branchial porte deux rangées de filaments branchiaux. Chaque rangée correspond à une hémibranchie, les deux rangées à l'holobranchie. Chaque filament est soutenu par un rayon branchial composé de cartilage central entouré d'os près de la base (planche 4, fig. 4; planche 6, fig. 2, 3 et 4; planche 7; planche 8, fig. 1). Des coupes transversales et parfois longitudinales du filament permettent de voir les artères afférentes et efférentes du filament, les artérioles lamellaires irriguant le feuillet capillaire de la lamelle (planche 6, fig. 2; planche 8, fig. 3). En général, les lamelles peuvent être observées en coupe transversale que le filament ait été coupé longitudinalement ou transversalement (planche 6, fig. 2 et 3) parce qu'elles forment un angle avec le filament (planche 6, fig. 4). Chaque filament sous-tend des lamelles qui sont situées plus haut sur le côté portant l'artère efférente du filament, qui reçoit l'eau, que sur le côté de l'artère afférente (planche 9, fig. 1 et 3). La taille des lamelles diminue vers l'extrémité (planche 9, fig. 2). Une pièce moulée par corrosion permet de voir plus facilement le trajet du sang depuis l'artère afférente du filament jusqu'au feuillet capillaire de la lamelle en passant pas l'artériole efférente de la lamelle, puis par l'artériole efférente lamellaire jusqu'à l'artère efférente du filament. Pour obtenir ce genre de pièce moulée, les vaisseaux sanguins sont remplacés par de la résine, et les tissus adjacents sont éliminés à l'aide d'hydrate de sodium ou de potassium (planche 9, fig. 3 et 4). Les tissus de l'arc branchial reçoivent du sang oxygéné du vaisseau « compagnon » efférent qui longe l'artère efférente du filament. Notre préparation ne permet pas de voir cette structure sans doute parce que la perfusion de résine n'était pas complète. Le sang veineux et la lymphe provenant de ces tissus sont recueillis dans le sinus central (planche 6, fig. 2). Pour des raisons que nous ignorons, ce sinus est plus petit dans des coupes histologiques de poissons marins que de poissons d'eau douce (Vogel et Kock, 1981), mais il est bien visualisé dans des pièces moulées rigides de morue-lingue obtenues par corrosion et dont les vaisseaux ont été remplis de résine par perfusion rétrograde ou orthograde (Farrell, 1980). La circulation du sang s'effectue du sinus central vers le sinus veineux en passant par les vaisseaux compagnons afférents qui longent l'artère afférente du filament.

Le côté du filament qui porte l'artère afférente du filament est plus large que celui qui porte l'artère efférente du filament. Étant donné que la lamelle est située plus haut sur le côté du filament que l'artère efférente du filament (schéma 1), il est plus facile d'observer les deux rangées de lamelles émanant du filament sur le côté efférent (planche 10, fig. 1) que sur le côté afférent (planche 10, fig. 2). Le filament est couvert de cellules épithéliales sur lesquelles on peut voir des microcrêtes (planche 10, fig. 3). De nombreuses cellules muqueuses se trouvent entre ces cellules épithéliales (planche 10, fig. 4; planche 8, fig. 2 et 3). Les cellules épithéliales, comme celles des lamelles, se composent des organites cellulaires normaux, incluant de nombreuses mitochondries. Ces cellules épithéliales contiennent aussi des granules opaques aux électrons dans la partie apicale du cytoplasme, et portent des microcrêtes à leur surface (planche 11, fig. 1). Des cellules en voie de dégénérescence ont été observées plus souvent sur le filament branchial que sur la lamelle. Chez un spécimen, on a observé des cellules à bâtonnet

nuclear leukocytes) were also seen between the epithelial cells and fibroblasts.

Interlamellar Region

Several authors, including Conte (1969), Laurent and Dunel (1980) and Karnaky (1980) divide the epithelium on the gill lamellae and filaments into two types, the respiratory epithelium on the lamellae, and the salt-secreting epithelium on the filament. However the salt-secretory cells or chloride cells of the cod were only found in the interlamellar epithelium of the filament (Diagram 2A), with a few chloride cells on the lamellae (Plate 12, Fig. 1), as in trout (Olson and Fromm 1973). The surface epithelial cells of this region vary from squamous to columnar in shape, and like those on the rest of the filament have microridges on the surface (Plate 12, Fig. 2), and contain electron-dense granules (Plate 13). Mucous cells are common (Plate 8, Fig. 2; Plate 12, Fig. 2 and Plate 13).

The chloride cells usually occur in groups of varying cytoplasmic density, as described by Oberg (1967), which open through a common apical pit (Plate 14, Fig. 1 and 2). This is typical for marine fish (Patt and Patt 1969; Laurent 1982; Hughes and Umezawa 1983), although it has also been seen in freshwater fish (Straus 1963). It has been found in some euryhaline fish that the apical pit becomes smaller and deeper as the salt concentration of the environment is increased (Hossler et al. 1979b and 1985), so presumably this pit helps to protect the chloride cells from the environment (Philpott and Copeland 1963). Often it contains electron-dense material as described by Threadgold and Houston (1961) (Plate 14, Fig. 2), which is described as polyanionic mucus by Karnaky (1980).

The chloride cells have a complex smooth tubular system, which is occasionally continuous with the plasmalemma (Kessel and Beams 1960), many mitochondria which are polarized from the base to the apex of the cell (Oberg 1967), and smooth endoplasmic reticulum which is continuous with the nuclear envelope (Pisam 1981). The Golgi apparatus consists of a few flattened saccules above the nucleus (Threadgold and Houston 1964). In the apical cytoplasm the tubules are replaced by microvesicles (Plate 15, Fig. 1), as in chloride cells of other fish (Threadgold and Houston 1961; Philpott 1980). At the apex irregular microvilli, interpreted as "blebbing" by Sardet et al. (1979), occur.

The dark cells of cod, like those of other fish, differ from the light cells in that the cytoplasm is more electron-dense, there are fewer tubules, apical microvilli are absent, and often only thin processes reach the surface (Plates 14 and 15). Dark chloride cells have often been described in salt-water adapted euryhaline fish, and they have also been found in stenohaline freshwater fish (Kikuchi 1981). A

parmi les cellules épithéliales (planche 11, fig. 2). Des chercheurs ont décrit des cellules à bâtonnet dans les branches de plusieurs espèces de poissons (Morrison et Odense, 1977; Mattey *et al.*, 1979). Le centre du filament contient des fibroblastes unis par des desmosomes (planche 11, fig. 1). Des cellules migratrices (mononucléaires) ont aussi été observés entre les cellules épithéliales et les fibroblastes.

Région interlamellaire

Plusieurs auteurs, dont Conte (1969), Laurent et Dunel (1980) et Karnaky (1980), divisent l'épithélium des lamelles et des filaments branchiaux en deux types, soit l'épithélium respiratoire sur les lamelles et l'épithélium sécréteur de sel sur le filament. Toutefois, les cellules sécrétrices de sel ou cellules acidophiles (dites à chlorure) de la morue n'étaient présentes que dans l'épithélium interlamellaire du filament (schéma 2A), avec quelques cellules acidophiles sur les lamelles (planche 12, fig. 1) comme chez la truite (Olson et Fromm, 1973). Les cellules épithéliales de surface de cette région ont une forme qui varie de pavimenteuse à cylindrique, et comme celles qui se trouvent sur le reste du filament, leur surface est garnie de microcrêtes (planche 12, fig. 2), et elles contiennent des grains opaques aux électrons (planche 13). Les cellules muqueuses sont fréquentes (planche 8, fig. 2; planche 12, fig. 2; planche 13).

Les cellules acidophiles se trouvent généralement en groupes de différente densité cytoplasmique, tel que décrit par Oberg (1967), débouchant dans une crypte apicale commune (planche 14, fig. 1 et 2). Cette structure est caractéristique des poissons marins (Patt et Patt, 1969; Laurent, 1982; Hughes et Umezawa, 1983), bien qu'on l'ait déjà observée aussi chez des poissons d'eau douce (Straus, 1963). On a aussi observé que chez certains poissons euryhalins la crypte apicale devient plus petite et plus profonde à mesure que la teneur en sel du milieu augmente (Hossler *et al.*, 1979b et 1985); cette crypte permettrait donc de protéger les cellules acidophiles contre le milieu (Philpott et Copeland, 1963). Il arrive souvent qu'elle contienne du matériel opaque aux électrons, comme l'ont décrit Threadgold et Houston (1961), (planche 14, fig. 2), et qui est décrit par Karnaky (1980) comme du mucus polyanionique.

Les cellules acidophiles possèdent un système tubulaire lisse complexe, qui est parfois en continuité avec le plasmalemme (Kessel et Beams, 1960), de nombreuses mitochondries polarisées depuis la base vers l'apex de la cellule (Oberg, 1967), et un réticulum endoplasmique lisse qui est en continuité avec l'enveloppe nucléaire (Pisam 1981). L'appareil de Golgi est composé de quelques saccules aplatis situés au-dessus du noyau (Threadgold et Houston, 1964). À la partie apicale du cytoplasme, les tubules sont remplacés par des microvésicules (planche 15, fig. 1), comme chez les cellules acidophiles d'autres poissons (Threadgold et Houston, 1961; Philpott, 1980). On trouve à l'apex des microvillosités irrégulières, que Sardet *et al.* (1979) considèrent comme «des bulles».

Les cellules sombres de la morue, comme celles d'autres poissons, diffèrent des cellules claires par les éléments suivants : cytoplasme plus opaque aux électrons, tubules moins nombreux, absence de microvillosités apicales et souvent minces processus seulement atteignant la surface (planches 14 et 15).

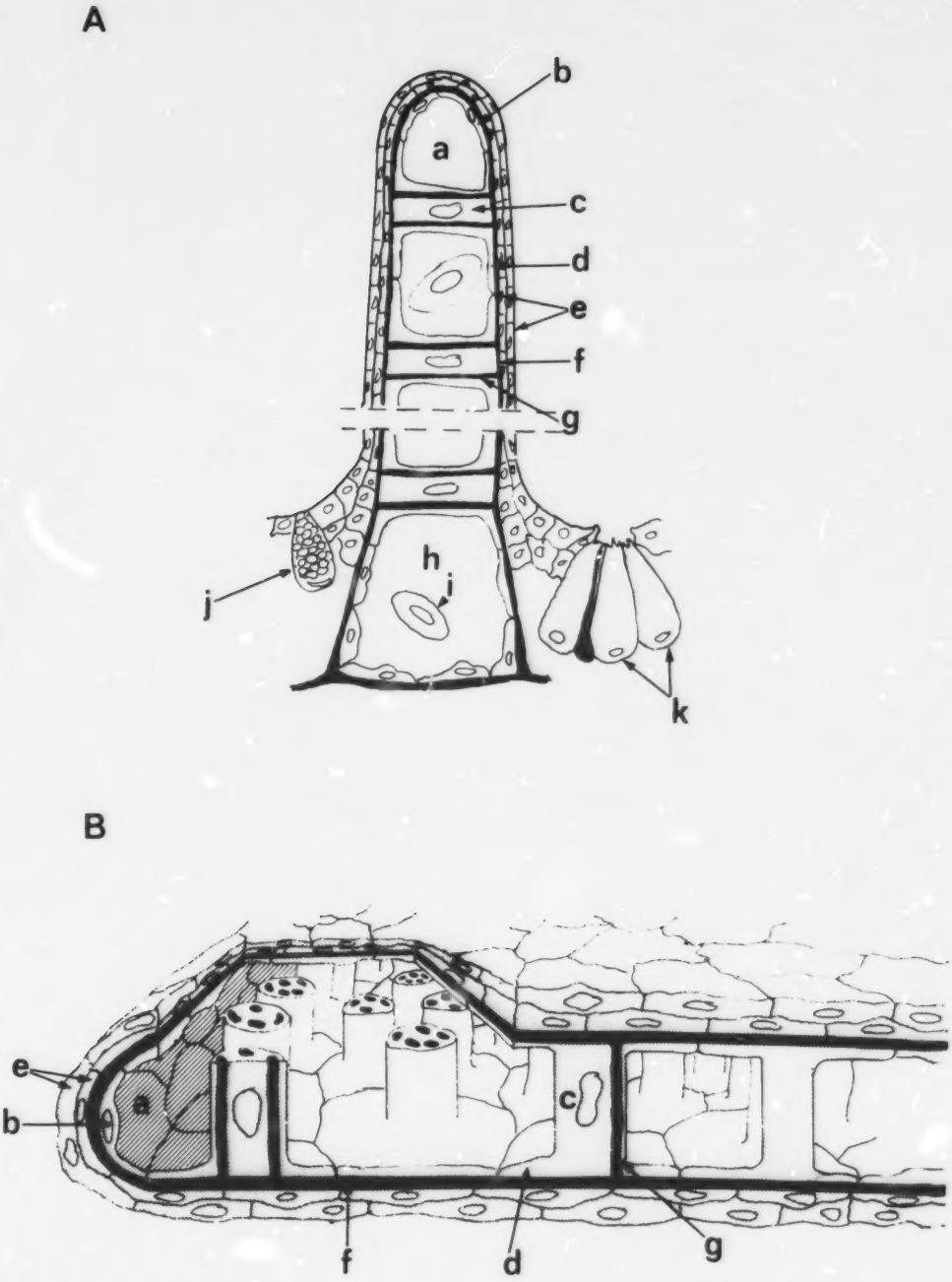


DIAGRAM 2. (A) Section through gill lamella from apex to the base, which is attached to gill filament; (B) 3-dimensional view of marginal channel and part of lamella. a. Marginal channel, b. Endothelial cell, c. Pillar cell, d. Pillar cell flange, e. 2 epithelial cell layers, f. Layer of collagen, g. Column of collagen in pillar cell, h. Proximal channel, i. Erythrocyte, j. Mucous cell, k. Chloride cells of varying density.

SCHÉMA 2. (A) Coupe à travers une lamelle branchiale depuis l'apex jusqu'à la base, unie à un filament branchial; (B) Vue tridimensionnelle d'un canal marginal et d'une partie de lamelle. a. Canal marginal, b. Cellule endothéliale, c. Cellule en pilastre, d. Bord d'une cellule en pilastre, e. Deux couches de cellules épithéliales, f. Couche de collagène, g. Colonne de collagène dans une cellule en pilastre, h. Canal proximal, i. Érythrocyte, j. Cellule muqueuse, k. Cellules acidophiles de différente densité.

dark cell with a somewhat different morphology to chloride cells was found in brook trout (Morrison 1979). Experimentally it was found that more dark cells are found in euryhaline fish adapted to seawater than in those from freshwater (Coleman et al. 1977). Some authors feel that these cells represent different functional stages of the same type of cell (Coleman et al. 1977; Straus 1963; Hootman and Philpott 1980). Others feel they are different types of cells, and have termed the dark cells "accessory" cells. (Sardet et al. 1979; Dunel-Erb and Laurent 1980). These authors describe digitations of the dark cells penetrating the apical cytoplasm of the light cells, forming short, tight "punctate" junctions between the light and dark cells. Similar digitations were only occasionally seen in the apical cytoplasm of the chloride cells in cod (Plate 14, Fig. 2), and they occurred in both light and dark cells. Digitations were not described in the cod by Oberg (1967), in the sculpin in seawater (Newstead 1971), or between the light and dark cells of stenohaline freshwater teleosts (Kikuchi 1981).

Junctions between chloride cells (Plate 15, Fig. 1 and 2) seem to be similar to those seen between epithelial cells. Near the free cell surface is a tight junction. Distal to this are desmosomes, and filaments from these are continuous with strands of filaments found in the apical cytoplasm (Plate 15, Fig. 2). Below these is a gap junction, as described by Dunel-Erb and Laurent (1980). The blood of marine fish is hypoosmotic to the environment, so although the skin is less permeable than that of freshwater fish, they are constantly losing water which they replace by drinking. Water is then absorbed from the gut, and most of the sodium chloride absorbed with it is removed by the gills. "In marine teleosts the gills are the site of ion movements, both active and passive, which are amongst the most intense found anywhere in the living world" (Potts 1977). It has been postulated that sodium chloride removed from the blood by Na–K–ATPase located on the basolateral membranes of the chloride cells accumulates in the tubular system. From here it passes into the intercellular spaces and moves to the external environment through shallow junctions between the chloride cells termed "leaky" junctions because, as shown in freeze-fracture studies by Sardet et al. (1979) the junction consists only of one strand which would thus allow passage of ions (Girard and Payan 1980, Eddy 1982, Foskett et al. 1983, Hossler et al. 1985). However, most studies to date have been done on euryhaline fish. In cod the tight junctions between the chloride cells seem to be fairly long, and the cell membranes of the adjacent cells are fused at several points. These junctions therefore seem to be of the "non-leaky" type. It would be interesting to see if this is confirmed by freeze-fracture studies. If so, since digitations with punctate junctions are rare in cod and there is not a clear-cut difference between light and dark cells, the mechanism of ion secretion may be different.

Des cellules acidophiles sombres ont souvent été décrites chez des poissons euryhalins adaptés à l'eau salée, et leur présence a aussi été relevée chez des poissons d'eau douce sténohalins (Kikuchi, 1981). Une cellule sombre ayant une morphologie quelque peu différente des cellules acidophiles a été observée chez l'omble de fontaine (Morrison, 1979). Les expériences ont montré qu'il existe plus de cellules sombres chez les poissons euryhalins adaptés à l'eau de mer que chez les poissons d'eau douce (Coleman *et al.*, 1977). D'après certains auteurs, ces cellules représentent différents stades fonctionnels du même type de cellule (Coleman *et al.*, 1977; Straus, 1963; Hootman et Philpott, 1980). Par contre, d'autres auteurs pensent qu'il s'agit de types différents de cellules, et ils ont nommé les cellules sombres cellules « accessoires » (Sardet *et al.*, 1979; Dunel-Erb et Laurent, 1980). Des digitations des cellules sombres pénétrant dans la partie apicale du cytoplasme des cellules claires, formant de courtes jonctions serrées « ponctuées » entre les cellules claires et les cellules sombres ont été décrites par ces auteurs. Des digitations semblables n'ont été observées qu'occasionnellement dans la partie apicale du cytoplasme des cellules acidophiles de la morue (planche 14, fig. 2), et elles se trouvaient dans les cellules claires et les cellules sombres. Oberg (1967) n'a pas décrit de digitations chez la morue, chez le chabot vivant dans l'eau de mer (Newstead, 1971), ou entre les cellules claires et les cellules sombres des téléostéens sténohalins d'eau douce (Kikuchi, 1981).

Les jonctions entre les cellules acidophiles (planche 15, fig. 1 et 2) semblent être similaires à celles qui existent entre les cellules épithéliales. Une jonction serrée se trouve près de la surface cellulaire libre. Des desmosomes sont situés en aval de cette structure, et des filaments émanant de ces derniers sont en continuité avec des brins de filaments présents dans le cytoplasme apical (planche 15, fig. 2). En-dessous se trouve une jonction lacunaire, comme l'ont décrit Dunel-Erb et Laurent (1980). Le sang des poissons marins est hypoosmotique par rapport au milieu, de telle sorte que même si la peau est moins perméable que celle des poissons d'eau douce, ils perdent constamment de l'eau qu'ils remplacent lorsqu'ils avalent de l'eau. Celle-ci est ensuite absorbée au niveau de l'intestin, et presque tout le chlorure de sodium qui est absorbé en même temps que l'eau est éliminé par les branchies. D'après Potts (1977), chez les téléostéens marins, les branchies sont le site d'échanges d'ions, tant actifs que passifs, échanges qui sont parmi les plus intenses qui existent chez les êtres vivants. Des auteurs ont émis l'hypothèse selon laquelle le chlorure de sodium éliminé du sang par une ATPase–Na–K située sur les membranes basolatérales des cellules acidophiles s'accumule dans le système tubulaire. De là, il passe dans les espaces intercellulaires et migre vers le milieu extérieur par les jonctions étroites se trouvant entre les cellules acidophiles. Ces jonctions ont reçu le nom de « jonctions perméables » parce que, comme l'ont montré des études par cryofracture effectuées par Sardet *et al.* (1979), les jonctions consistent seulement en un brin qui permettrait donc le passage des ions (Girard et Payan, 1980; Eddy, 1982; Foskett *et al.*, 1983; Hossler *et al.*, 1985). Toutefois, la plupart des études effectuées jusqu'à maintenant ont porté sur des poissons euryhalins. Chez la morue, les jonctions serrées entre les cellules acidophiles semblent être passablement longues, et les membranes cellulaires adjacentes sont fusionnées à plusieurs endroits. Ces jonctions semblent donc être du type « non perméable ». Il serait intéressant de voir si des études par cryofracture confirment cette observation. Dans l'affirmative, étant donné que chez la morue

Gill Lamellae

The gill lamellae consist of two epithelial layers surrounding a central capillary sheet (Diagram 2, A and B; Plate 16). The sheet has a basal channel (Plate 17; Plate 18, Fig. 1, and 2) embedded in the filament (Hughes 1980), and a marginal channel (Plate 19, Fig. 1 and 2). The channels are lined by endothelial cells containing "endothelium-specific granules" which have been described in the endothelia of several fish (Hughes and Morgan 1973; Newstead 1967; Hughes 1977, 1980; Morgan and Tovell 1973), so they are equivalent to capillaries or arterioles, rather than the capillary sheet of the lamella which is supported by (indeed formed by) pillar cells. These granules are all membrane bound, but are of two main types. One type is small, electron dense and circular, whereas the second type is usually larger, more irregular in shape and less dense. The second type often appears to be continuous with the cell surface. Similar granules have been described by Saetersdal et al. (1974) in the atrium of the cod heart, and by Leknes (1981) in the endothelium of the bulbus arteriosus, atrium and ventricle of the cod heart. The endothelial cells also contain bundles of filaments, rough endoplasmic reticulum and mitochondria as found by Boyd et al. (1980). The endothelial cells sometimes have complex boundaries with each other (Plate 18, Fig. 1) and are sometimes joined by desmosomes (Plate 18, Fig. 2). Sometimes there are cells between the endothelium and collagen layer which are surrounded by collagen, and have bundles of filaments in the cytoplasm (Plate 18, Fig. 2). The general structure of the lamellae (Plate 16) is similar to that described for *Gadus pollachius* (Hughes and Grimstone 1965). A thick layer of collagen fibres in a matrix of low electron-density (Newstead 1967) separates the two epithelial layers from the pillar cells and their flanges. The latter surround the capillary sheet in the centre of the lamella. Columns of collagen from the thick layer penetrate the pillar cells. A homogenous basement membrane is present beneath the epithelial cells (Bettex-Galland and Hughes 1973). There are some mucous cells between the epithelial cells (Plate 8, Fig. 2; Plate 16; Plate 19, Fig. 1) as well as a few chloride cells (Plate 20, Fig. 1 and 2). These chloride cells are similar to those in the interlamellar area, opening into a small apical crypt. Sometimes only one was seen, but sometimes dark and light forms were seen together. Chloride cells are usually rare on lamellae where they would lengthen the blood–water pathway for gas exchange (Sala et al. 1987). Wandering mononuclear leukocytes are often seen between the epithelial cell layers (Plate 19, Fig. 1; Plate 20, Fig. 1), and some authors suggest this is a lymph space (Hughes and Morgan 1973).

des digitations avec jonctions ponctuées sont rares et qu'il n'existe pas de différence nette entre les cellules claires et les cellules sombres, le mécanisme de sécrétion des ions peut être différent.

Lamelles branchiales

Les lamelles branchiales sont composées de deux couches épithéliales entourant un feuillet capillaire central (schéma 2, A et B; planche 16). Le feuillet possède un canal basal (planche 17; planche 18, fig. 1 et 2) inclus dans le filament (Hughes, 1980), et un canal marginal (planche 19, fig. 1 et 2). Les canaux sont tapissés de cellules endothéliales contenant des « granules propres à l'endothélium » qui ont été décrits dans l'endothélium de plusieurs poissons (Hughes et Morgan, 1973; Newstead, 1967; Hughes, 1977, 1980; Morgan et Tovell, 1973); ils sont donc équivalents à des capillaires ou des artérioles plutôt qu'au feuillet capillaire de la lamelle qui est soutenue (en vérité formée) par des cellules en pilastre. Ces granules sont tous liés à la membrane, mais ils appartiennent à deux types. Les granules petits, circulaires et opaques aux électrons appartiennent au premier type, tandis que le second type comprend des granules plus gros, de forme plus irrégulière et moins opaques. Les granules du second type semblent être en continuité avec la surface cellulaire. Saetersdal *et al.* (1974) ont décrit des granules similaires dans l'atrium du cœur de la morue, et Leknes (1981), dans l'endothélium du bulbe artériel, dans l'atrium et le ventricule du cœur chez la morue. Les cellules endothéliales sont composées également de faisceaux de filaments, d'un réticulum endoplasmique rugueux et de mitochondries comme l'ont observé Boyd *et al.* (1980). Les cellules endothéliales possèdent parfois des limites complexes les unes avec les autres (planche 18, fig. 1) et elles sont parfois unies par des desmosomes (planche 18, fig. 2). Entre l'endothélium et la couche de collagène se trouvent parfois des cellules qui sont entourées de collagène, et dont le cytoplasme contient des faisceaux de filaments (planche 18, fig. 2). La structure générale des lamelles (planche 16) ressemble à celle décrite par Hughes et Grimstone (1965) chez *Gadus pollachius*. Une couche épaisse de fibres de collagène dans une matrice peu opaque aux électrons (Newstead, 1967) sépare les deux couches épithéliales des cellules en pilastre et de leurs rebords. Cette dernière structure entoure le feuillet capillaire au centre de la lamelle. Des colonnes de collagène émanant de la couche épaisse pénètrent dans les cellules en pilastre. Une membrane basale homogène se trouve sous les cellules épithéliales (Bettex-Galland et Hughes, 1973). Entre les cellules épithéliales
se trouvent quelques cellules muqueuses (planche 8, fig. 2; planche 16; planche 19, fig. 1) ainsi que quelques cellules acidophiles (planche 20, fig. 1 et 2). Ces cellules acidophiles sont semblables à celles qui se trouvent dans la zone interlamellaire, s'ouvrant dans une petite crypte apicale. Une seule cellule est parfois observée, mais il arrive que l'on puisse voir ensemble des formes sombres et des formes claires. Les cellules acidophiles sont généralement rares sur les lamelles où elles allongeraient la voie sang–eau pour les échanges gazeux (Sala *et al.*, 1987). On observe souvent des mononucléaires migrateurs entre les couches de cellules épithéliales (planche 19, fig. 1; planche 20, fig. 1), et d'après certains auteurs, il s'agirait d'un espace lymphatique (Hughes et Morgan, 1973).

The surface layer of epithelial cells has projections on the surface which are shown by scanning electron microscopy to be microvilli or microridges (Plate 21, Fig. 1 and 2). A definite distribution of these two types of surface has been found in *Salmo gairdneri* (Hughes 1979), but the pattern is irregular on cod lamellae. Microridges were more common in specimens fixed in 2% glutaraldehyde in seawater (Plate 21, Fig. 2), and microvilli in specimens fixed in Karnovsky's fixative (Plate 21, Fig. 1). Apparently the surface sculpturing on these cells is labile. Gill lamellae fixed in 2% gultaraldehyde in seawater usually had a smoother surface because, as shown by transmission electron microscopy, the intercellular spaces are swollen. The epithelial cells of the gill lamellae contain an extensive Golgi apparatus, many vesicles of different sizes and densities, extensive rough endoplasmic reticulum and many mitochondria. The presence of these organelles indicates that the cells are very active, but their function is unknown (Laurent 1982). Nitrogenous excretion, much in the form of ammonia, occurs through the gills (Forster and Goldstein 1969). Presumably the epithelial cells are also permeable to oxygen and carbon dioxide since the lamellae are the site of gas exchange between the blood and surrounding water, but relatively impermeable to sodium and chloride ions, especially in marine fish (Potts 1977). The epithelial cells are joined by a long apical tight junction, then desmosomes then a gap junction (Plate 22, Fig. 2). The tight junctional region has been shown by Sardet et al. (1979), using freeze-fracture, to be composed of numerous interconnected strands which would form a tight junction of high electrical resistance, allowing little passage of electrolytes. The electron dense, membrane bound vesicles in the apical cytoplasm are very distinctive (Plate 22, Fig. 1 and 2), and similar vesicles have been described in some other fish (Laurent and Dunel 1980; Youson and Freeman 1976). On the surface of the cells is a fibrous layer which has been described in other fish (Hughes and Grimstone 1965; Laurent and Dunel 1980; Newstead 1967). It has been suggested that this coat is secreted by the electron-dense granules (Laurent and Dunel 1980), but its function is unknown. Perhaps it could help to reduce water loss or ion influx through the surface of the lamellae.

The inner layer of epithelial cells is less specialized, and does not possess electron-dense vesicles. There are many mitochondria and an extensive rough endoplasmic reticulum. Desmosomes are present between the epithelial cells of both layers, and between the layers.

The pillar cells (Plate 23; Plate 24, Fig. 1) possess microfilaments as described in other fish (Morgan and Tovell 1973; Newstead 1967). These can be seen more clearly after glycerol extraction and incubation with ATP, and have the dimensions of actin and myosin (Bettex-Galland and Hughes 1973). Myosin has also been localized in the pillar cells using immunofluorescence histochemistry (Smith and Chamley-Campbell 1981). It has been suggested that the pillar cells contract to prevent rupture of the lamellar capillary sheet when the blood pressure is unusually high (Smith and Chamley-Campbell 1981). The pillar cells also contain mitochondria, rough endoplasmic reticulum and occasionally electron-dense granules (Plate 24, Fig. 2). These cells are usually separated by

La couche superficielle des cellules épithéliales possède des projections à la surface qui apparaissent comme des microvillosités ou des microcrêtes au microscope électronique à balayage (planche 21, fig. 1 et 2). Une répartition précise de ces deux types de surface a été observée chez *Salmo gairdneri* (Hughes, 1979), mais la configuration est irrégulière sur les lamelles de morue. Les microcrêtes étaient plus fréquentes chez des spécimens fixés à l'aide d'une solution de glutaraldéhyde 2 % dans de l'eau de mer (planche 21, fig. 2), et les microvillosités chez des spécimens fixés avec la solution de Karnovsky (planche 21, fig. 1). Il semble que le façonnage superficiel sur ces cellules soit labile. Les lamelles branchiales fixées dans une solution de glutaraldéhyde 2 % dans de l'eau de mer ont en général une surface plus lisse parce que, comme on peut le voir au microscope électronique à transmission, les espaces intercellulaires sont gonflés. Les cellules épithéliales des lamelles branchiales possèdent un appareil de Golgi complet, de nombreuses vésicules de tailles et de densités différentes, un réticulum endoplasmique rugueux complet et de nombreuses mitochondries. La présence de ces organites montre que les cellules sont très actives, mais leur fonction est inconnue (Laurent, 1982). L'excrétion d'azote, en grande partie sous forme d'ammoniac, s'effectue par les branchies (Forster et Goldstein, 1969). Il semblerait que les cellules épithéliales soient aussi perméables à l'oxygène et au gaz carbonique étant donné que les lamelles sont le site d'échanges gazeux entre le sang et l'eau, mais relativement imperméables aux ions sodium et chlore, notamment chez les poissons marins (Potts, 1977). Les cellules épithéliales sont unies par une longue jonction serrée apicale, puis par des desmosomes et enfin par une jonction lacunaire (planche 22, fig. 2). Par la technique de la cryofracture, Sardet *et al.* (1979) ont montré que la région de la jonction serrée était composée de nombreux brins interreliés qui formeraient une jonction serrée de haute résistance électrique laissant passer peu d'électrolytes. Les vésicules liées à la membrane et opaques aux électrons dans le cytoplasme apical sont très caractéristiques (planche 22, fig. 1 et 2); des vésicules similaires ont été décrites chez certains autres poissons (Laurent et Dunel, 1980; Youson et Freeman, 1976). À la surface de ces cellules se trouve une couche fibreuse qui a été décrite chez d'autres poissons (Hughes et Grimstone, 1965; Laurent et Dunel, 1980; Newstead, 1967). Cette couche serait sécrétée par des granules opaques aux électrons (Laurent et Dunel, 1980), mais son rôle est inconnu. Elle servirait peut-être à réduire les pertes d'eau ou l'afflux d'ions par la surface des lamelles.

La couche interne des cellules épithéliales est moins spécialisée et ne possède pas de vésicules opaques aux électrons. Elle compte de nombreuses mitochondries et un réticulum endoplasmique rugueux important. Des desmosomes sont présents entre les cellules épithéliales des deux couches, et entre les couches.

Les cellules en pilastre (planche 23; planche 24, fig. 1) possèdent des microfilaments comme cela a été décrit chez d'autres poissons (Morgan et Tovell, 1973; Newstead, 1967). Ces microfilaments peuvent être observés plus clairement après une extraction au glycérol et une incubation en présence d'ATP; ils ont les dimensions de l'actine et de la myosine (Bettex-Galland et Hughes, 1973). De la myosine a aussi été localisée dans les cellules en pilastre grâce à des méthodes histochimiques faisant appel à l'immunofluorescence (Smith et Chamley-Campbell, 1981). Des chercheurs pensent que les cellules en pilastre se contractent pour empêcher la rupture du feuillet capillaire de la

blood spaces (Plate 16), but sometimes are adjacent to each other, separated by a convoluted junction (Plate 24, Fig. 2). It has been suggested that closely adjacent pillar cells may be the result of recent cell division. The pillar cells divide in situ, unlike the epithelial cells which are replaced from the base of the lamella (Zenker et al. 1987). Adjacent pillar cells have also been found in tuna and some air breathing fish (Hughes 1977). The flanges of the pillar cells which surround the capillary sheet are interdigitated, with some tight junctions and desmosomes (Plate 24, Fig. 1 and 2) as described by Hughes and Wright (1970).

In cross-section is can be seen that the columns of collagen which extend into the pillar cells are enveloped in folds of the plasmalemma (Plate 25). There are three or four columns in each pillar cell (about 5 were found in rainbow trout by Bettex-Galland and Hughes 1973, 6–8 in pollack by Hughes and Grimstone 1965). Tracts of filaments can be seen in transverse section between these columns. Sometimes collagen as well as very convoluted junctions separate adjacent pillar cells. Different authors have suggested that the pillar cells are distributed polygonally or in rows (Hughes and Morgan 1973; Laurent 1982). From the corrosion casts it is apparent that the distribution depends on the position of the pillar cells in the lamella. Near the afferent and efferent lamellar arterioles the pillar cells are arranged in rows (Plate 26, Fig. 1), presumably so that blood can enter and leave the capillary sheet more easily. The marginal vessel is slightly dilated and free of pillar cells, whereas pillar cells are distributed more or less evenly, in a polygonal fashion, over the rest of the lamella (Plate 26, Fig. 2).

lamelle lorsque la pression sanguine est anormalement élevée (Smith et Chamley-Campbell, 1981). Les cellules en pilastre contiennent également des mitochondries, un réticulum endoplasmique rugueux et parfois des granules opaques aux électrons (planche 24, fig. 2). Ces cellules sont séparées en général par des lacunes sanguines (planche 16), mais elles sont parfois voisines les unes des autres et séparées par une jonction circonvoluée (planche 24, fig. 2). Des chercheurs pensent que les cellules en pilastre voisines sont le résultat d'une récente division des cellules qui a lieu *in situ*, au contraire des cellules épithéliales qui sont issues de la base des lamelles (Zenker *et al.*, 1987). Des cellules en pilastre voisines ont aussi été observées chez le thon et chez certains poissons à poumons (Hughes, 1977). Les rebords des cellules en pilastre qui entourent le feuillet capillaire s'engrènent et comportent quelques jonctions serrées et des desmosomes (planche 24, fig. 1 et 2) comme l'ont décrit Hughes et Wright (1970).

Une coupe transversale montre que les colonnes de collagène qui se prolongent dans les cellules en pilastre sont enveloppées dans des replis de plasmalemme (planche 25). Chaque cellule en pilastre compte trois ou quatre colonnes (Bettex-Galland et Hughes (1973) en ont trouvé près de 5 chez une truite arc-en-ciel, Hughes et Grimstone (1965) entre 6 et 8 chez une goberge). Une coupe transversale permet d'observer des faisceaux de filaments entre ces colonnes. Il arrive parfois que du collagène ainsi que des jonctions très circonvoluées séparent des cellules en pilastre voisines. D'après différents auteurs, les cellules en pilastre seraient réparties de façon polygonale ou en rangées (Hughes et Morgan, 1973; Laurent, 1982). D'après les pièces moulées obtenues par corrosion, il semble que la répartition dépende de la position des cellules en pilastre dans le filament. Près des artérioles lamellaires afférentes et efférentes, les cellules en pilastre sont disposées en rangées (planche 26, fig. 1), sans doute pour que le sang puisse traverser plus facilement le feuillet capillaire. Le vaisseau marginal est légèrement dilaté et dépourvu de cellules en pilastre tandis que sur le reste de la lamelle, elles sont réparties plus ou moins uniformément de façon polygonale (planche 26, fig. 2).

Rakers

Rakers on the first gill arch (Plate 1, Fig. 1–3) do not bear teeth like the smaller projections on the same and succeeding arches. They are covered by squamous epithelium with distinct microridges (Plate 27, Fig. 1–3), as described in trout (Kendall and Dale 1979). Taste buds are present, (Plate 27, Fig. 1 and 2), and there are mucous cells between the epithelial cells (Plate 8, Fig. 4; Plate 27, Fig. 3). In the centre of each raker is a bony support, which is irregular in outline (Plate 8, Fig. 4; Plate 27, Fig. 4).

Branchicténies

Les branchicténies du premier arc branchial (planche 1, fig. 1 à 3) ne portent pas de dents comme les projections plus petites sur le même arc et les arcs consécutifs. Elles sont tapissées d'un épithélium pavimenteux avec des microcrêtes distinctes (planche 27, fig. 1 à 3), comme on l'a décrit chez la truite (Kendall et Dale, 1979). Des bourgeons du goût sont présents (planche 27, fig. 1 et 2), et de nombreuses cellules muqueuses se trouvent entre les cellules épithéliales (planche 8, fig. 4; planche 27, fig. 3). Au centre de chaque branchicténie se trouve un support osseux à contour irrégulier (planche 8, fig. 4; planche 27, fig. 4).

Common Abnormalities

The abnormalities described in this section are seen so frequently on the gills that they may almost be considered as part of the normal appearance, although they can be readily distinguished from the intrinsic structure of the gills.

Anomalies communes

Les anomalies décrites sont si souvent présentes sur les branchies qu'elles peuvent presque être considérées comme une composante de l'apparence normale même si elles peuvent être facilement isolées de la structure intrinsèque des branchies.

The copepod *Clavella adunca* (= *Clavella uncinata*) is often present on the gills (Plate 28, Fig. 1 and 2; Plate 29, Fig. 1). The epithelial cells of the gill undergo hyperplasia where the copepod is attached, resulting in deformation of the lamellae and formation of a peduncle to which the bulla of the parasite is attached (Plate 29, Fig. 2). The parasite has a mobile cephalothorax (Shotter 1971) with a subterminal mouth (Plate 28, Fig. 1 and 2; Plate 29, Fig. 1) so that it can graze on adjacent filaments. The parasites seen with the naked eye are females, usually with egg sacs, but using a microscope the small males can sometimes be seen attached to various parts of the body of the female (Plate 28, Fig. 2). The general structure of *Clavella* is described by Leigh-Sharpe (1925) and Poulsen (1939), and in detail by Kabata (1979).

Another copepod, *Lernaeocera branchialis*, is sometimes attached near the bases of the gills (Plate 28, Fig. 1), often penetrating the blood system into the ventral aorta, and sometimes even the heart (Van den Broek 1979). It has been shown to produce loss of body weight in gadoids, especially if other parasites are present (Khan and Lacey 1986).

Often small pale nodules can be seen on the gill filaments (Plate 1, Fig. 1 and 2), which are usually the microsporidian *Loma morhua* (Morrison and Sprague 1981) (Plate 29, Fig. 3) or "cysts of unknown etiology" (MacLean et al. 1987) (Plate 29, Fig. 4). A cyst of the latter type was also seen beneath the epithelium of one raker. Hyperplasia and fusion of the lamellae are also common (Plate 29, Fig. 5). Trichodinids were found in sections of gills from some cod that had been kept in our tanks for several months (Morrison et al. 1986), but were not seen in freshly-caught cod, and did not appear to cause lesions.

Pseudobranch

This organ is named the pseudobranch because, unlike the respiratory gills, it is supplied by oxygenated blood and has no respiratory function (Patt and Patt 1969). Like the respiratory gills it possesses lamellae. In most marine teleosts these lamellae are free or partially fused together (Diagram 3A and B; Dunel and Laurent 1973; Mattey et al. 1980). The lamellae and sometimes adjacent filaments are fused (Diagram 3B, C and D) in many freshwater and euryhaline fish such as the minnow (Granel 1922), rainbow trout (Mattey et al. 1980) and carp (Granel 1922), and in some marine fish such as the gadoid *Trisopterus minutus* (Granel 1927). We found that the lamellae and filaments in the pseudobranch in cod are fused, and covered by a layer of connective tissue as shown in Diagram 3D (Plate 30, Fig. 1).

The lamellae of the pseudobranch are supported by rods which, like those of the gill lamellae, have a cartilaginous core and acellular bony perimeter (Plate 30, Fig. 2). These rods are accompanied by nutritional arteries and veins, and the afferent primary and secondary pseudobranchial arteries (Plate 30, Fig. 1) which supply the capillary sheets in the lamellae (Plate 30, Fig. 3). The epithelium covering the pseudobranch has many mucous

Le copépode *Clavella adunca* (= *Clavella uncinata*) est souvent présent sur les branchies (planche 28, fig. 1 et 2; planche 29, fig. 1). Les cellules épithéliales de la branchie subissent une hyperplasie au point d'attache du copépode, ce qui produit une déformation des lamelles et la formation d'un pédoncule auquel le parasite s'attache par sa bulla (planche 29, fig. 2). Le parasite est pourvu d'un céphalothorax mobile (Shotter, 1971) à bouche subterminale (planche 28, fig. 1 et 2; planche 29, fig. 1) ce qui lui permet de brouter sur les filaments adjacents. Les parasites observés à l'œil nu sont des femelles, en général portant des sacs ovigères, mais, au microscope, on peut voir parfois les petits mâles fixés aux différentes parties du corps des femelles (planche 28, fig. 2). La structure générale du genre *Clavella* est décrite par Leigh-Sharpe (1925) et Poulsen (1939), et d'une façon détaillée par Kabata (1979).

Un autre copépode, *Lernaeocera branchialis*, est parfois fixé près de la base des branchies (planche 28, fig. 1), et il pénètre souvent dans le système sanguin au niveau de l'aorte ventrale et parfois même dans le cœur (Van den Broek, 1979). On a montré que cet organisme produit une perte de poids chez les gadoïdes, notamment en présence d'autres parasites (Khan et Lacey, 1986).

Il arrive souvent que l'on puisse voir de petits nodules pâles sur les filaments branchiaux (planche 1, fig. 1 et 2); ce sont en général des microsporidies du genre *Loma morhua* (Morrison et Sprague, 1981) (planche 29, fig. 3) ou des « kystes d'étiologie inconnue » (MacLean *et al.*, 1987) (planche 29, fig. 4). On a également observé la présence d'un kyste appartenant à ce dernier type sous l'épithélium d'une branchicténie. L'hyperplasie et la fusion des lamelles sont aussi des phénomènes courants (planche 29, fig. 4). Des trichodinides ont été trouvés dans des coupes de branchies provenant de certaines morues qui avaient été conservées dans nos viviers pendant plusieurs mois (Morrison *et al.*, 1986), mais les morues fraîchement capturées en étaient dépourvues; ces organismes n'ont pas semblé causer de lésions.

Pseudobranchies

Le terme de pseudobranchie désigne toute branchie recevant du sang déjà oxygéné, à la différence des branchies respiratoires; aussi n'a-t-elle aucune fonction respiratoire (Patt et Patt, 1969). Tout comme les branchies respiratoires, les pseudobranchies possèdent des lamelles. Chez presque tous les téléostéens marins, ces lamelles sont libres ou partiellement fusionnées (schéma 3A et B; Dunel et Laurent, 1973; Mattey *et al.*, 1980). Les lamelles et parfois des filaments adjacents sont fusionnés (schéma 3B, C et D) chez de nombreux poissons dulçaquicoles et euryhalins comme le méné (Granel, 1922), la truite arc-en-ciel (Mattey *et al.*, 1980) et la carpe (Granel, 1922), et chez quelques poissons marins comme le gadidé *Trisopterus minutus* (Granel, 1927). Chez la morue, nous avons constaté que les lamelles et les filaments de la pseudobranchie sont fusionnés et recouverts d'une couche de tissu conjonctif comme le montre le schéma 3D (planche 30, fig. 1).

Les lamelles de la pseudobranchie sont soutenues par des baguettes, et comme celles des lamelles branchiales, elles possèdent un centre cartilagineux et un périmètre osseux acellulaire (planche 30, fig. 2). Ces baguettes sont accompagnées d'artères et de veines nourricières, et par les artères pseudobranchiales afférentes primaires et secondaires (planche 30, fig. 1) qui irriguent les feuillets capillaires des lamelles (planche 30, fig. 3).

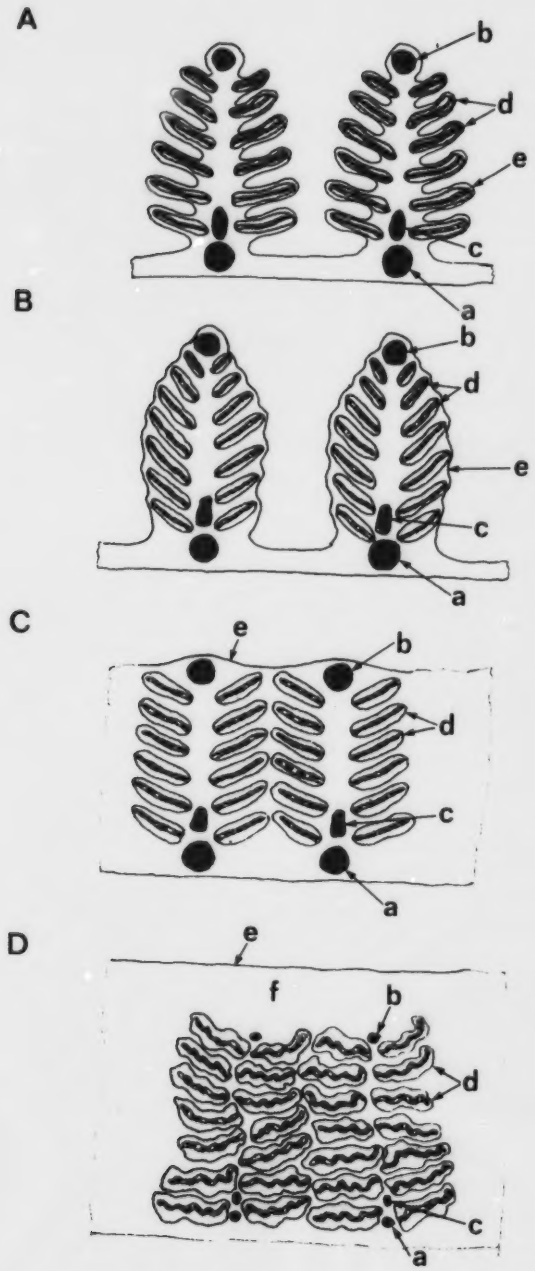


DIAGRAM 3. Different types of pseudobranch: A. Free type. Filaments and lamellae free; B. Covered type. Filaments separate but lamellae fused; C. Submerged type. Simple form. Filaments cannot be displaced, but covering of connective tissue thin, and elements of individual filaments. i.e. gill rays, vessels and secondary lamellae remain well-defined; D. Submerged type. More complex form. Layer of connective tissue thick, elements of filaments more disorderly. a. Afferent filament artery, b. Efferent filament artery, c. Cartilage (remnants of gill ray), d. Gill lamellae, e. Epithelium, f. Connective tissue. Redrawn from Granel (1927).

SCHÉMA 3. Différent types de pseudobranchies: (A) Libre. Filaments et lamelles libres; (B) Couverte. Filaments séparés mais lamelles fusionnées; (C) Enfermée. Forme simple. Les filaments ne peuvent pas être déplacés, mais ils sont recouverts d'une mince couche de tissu conjonctif, et les éléments de chacun des filaments, c'est-à-dire les rayons branchiaux, les vaisseaux et les lamelles secondaires restent bien définis; (D) Enfermée. Forme plus complexe. La couche de tissu conjonctif est épaisse, et les éléments des filaments sont plus désordonnés. a. Artère afférente du filament, b. Artère efférente du filament, c. Cartilage (vestiges du rayon branchial), d. Lamelles branchiales, e. Épithélium, f. Tissu conjonctif. D'après Granel (1927).

cells and taste-buds (Plate 30, Fig. 4; Plate 31, Fig. 1 and 2). The epithelial cells have microridges on the surface.

The capillary sheets are supported by pillar cells and lined by pillar cell flanges, as in the respiratory lamellae (Plate 31, Fig. 3). Pseudobranchs in other species in which some or all of the lamellae are free have chloride cells as well as a cell type typical of the pseudobranch. The pseudobranch cell type differs from the chloride cell type in not having surface contact with the surrounding water, and in having closely packed mitochondria and smooth tubules which are sometimes in parallel arrays (Harb and Copeland 1969; Mattey et al. 1978). Obviously covered pseudobranchs like that of the cod have only pseudobranch type cells (Fischer-Scherl and Hoffman 1986). Light and dark forms of the pseudobranch cells are present, which may be different developmental stages, or active and inactive forms.

Adjacent lamellae are fused by connective tissue which occasionally contains fibroblasts (Plate 32, Fig. 1). Many pseudobranch cells are large, and often have either a lobed nucleus or two nuclei (Plate 32, Fig. 1 and 2). Numerous mitochondria are closely packed around the nucleus or nuclei. The part of the cell next to the capillary sheet is packed with smooth tubules, which are often continuous with the plasmalemma (Plate 33; Plate 34, Fig. 1). They occasionally show a regular orientation in relation to the mitochondria, but not to the extent shown in other fish (Fischer-Scherl and Hoffman 1986). The portions of cells which face the connective tissue joining adjacent lamellae are free of tubules, and contain ribosomes and bundles of filaments (Plate 33). Adjacent pseudobranch cells are joined by numerous large desmosomes.

The pillar cells (Plate 34, Fig. 1) contain mitochondria, Golgi apparatus, and more discrete bundles of filaments than the pillar cells in the respiratory lamellae. Infoldings of the plasmalemma contain columns of collagen as in the respiratory lamellae. The pillar cell flanges seem to form pseudopodia along the basement membrane. Between these the blood of the capillary sheet would be in close contact with the basement membrane. The basement membrane is much thinner than that separating the pillar cell flanges from the respiratory epithelium, and consists of a central dense layer and peripheral layers of lower density.

The arteries in the pseudobranch have the same "endothelium specific granules" (Hughes and Weibel 1972) of two different types seen in the arteries and capillaries of the gills (Plate 34, Fig. 2).

Although there are many theories on the pseudobranch cells, their exact function is unknown. Like chloride cells, they have high Na–K–ATPase activity on the plasma membrane (Dendy et al. 1973; Philpott 1980), indicating that they are involved in ion transport. The chloride cells in pseudobranchs with free lamellae have a normal osmoregulatory function. Fischer-Scherl and Hoffman (1986) suggest pseudobranch cells might also be involved in adaptation to water of different salinities by euryhaline fish, although Parry (1959), Parry and Holliday (1960), and Mattey et al. (1978) feel a direct role in osmoregulation is unlikely, since removal of the pseudobranch does not affect osmoregulation. It has also been suggested that, although the pseudobranch appears to be a vestigial form

L'épithélium qui recouvre la pseudobranchie possède de nombreuses cellules muqueuses et bourgeons gustatifs (planche 30, fig. 4; planche 31, fig. 1 et 2). Les cellules épithéliales sont garnies de microcrêtes à leur surface.

Les feuillets capillaires sont soutenus par des cellules en pilastre et tapissés par les bords des cellules en pilastre, comme dans les lamelles respiratoires (planche 31, fig. 3). Les pseudobranchies chez lesquelles toutes les lamelles ou certaines sont libres possèdent des cellules acidophiles de même qu'un type de cellule caractéristique de la pseudobranchie. La cellule pseudobranchiale diffère de la cellule acidophile par le fait qu'elle ne possède pas de contact au niveau de la surface avec l'eau, et quelle possède des mitochondries étroitement tassées et des tubules lisses qui sont parfois disposés en parallèle (Harb et Copeland, 1969; Mattey *et al.*, 1978). Il est évident que les pseudobranchies couvertes comme celles de la morue n'ont que des cellules propres aux pseudobranchies (Fischer-Scherl et Hoffman, 1986). Des formes sombres et claires des cellules pseudobranchiales sont présentes, et qui peuvent correspondre à différents stades de développement, ou être des formes actives ou inactives.

Les lamelles adjacentes sont fusionnées par du tissu conjonctif qui parfois contient des fibroblastes (planche 32, fig. 1). De nombreuses cellules des pseudobranchies sont grosses, et ont souvent ou un noyau lobé ou deux noyaux (planche 32, fig. 1 et 2). Plusieurs mitochondries sont entassées étroitement autour du noyau ou des noyaux. La partie de la cellule qui est contiguë au feuillet capillaire est remplie de tubules lisses qui sont souvent en continuité avec le plasmalemme (planche 33; planche 34, fig. 1). Ils présentent parfois une orientation régulière par rapport aux mitochondries, mais pas dans la mesure présente chez d'autres poissons (Fischer-Scherl et Hoffman, 1986). Les parties des cellules qui font face au tissu conjonctif unissant des lamelles adjacentes ne contiennent pas de tubules, mais des ribosomes et des faisceaux de filaments (planche 33). Plusieurs gros desmosomes unissent des cellules pseudobranchiales adjacentes.

Les cellules en pilastre (planche 34, fig. 1) contiennent des mitochondries, un appareil de Golgi et un plus grand nombre de faisceaux distincts de filaments que les cellules en pilastre des lamelles respiratoires. Les replis du plasmalemme contiennent des colonnes de collagène comme dans les lamelles respiratoires. Le bord des cellules en pilastre semble former des pseudopodes le long de la membrane basale. Entre ceux-ci, le sang contenu dans le feuillet capillaire serait en contact étroit avec la membrane basale. La membrane basale est beaucoup plus mince que celle qui sépare le bord des cellules en pilastre de l'épithélium respiratoire, et elle est composée d'une couche centrale dense et de couches périphériques de plus faible densité.

Les artères des pseudobranchies possèdent les mêmes «granules spécifiques à l'endothélium» (Hughes et Weibel, 1972) de deux types différents qui se trouvent dans les artères et les capillaires des branchies (planche 34, fig. 2).

Bien qu'il existe plusieurs théories concernant les cellules pseudobranchiales, leur rôle exact est inconnu. Comme les cellules acidophiles, elles ont une activité ATPase–Na–K sur la membrane plasmatique (Dendy *et al.*, 1973; Philpott, 1980), ce qui montre qu'elles participent au transport des ions. Les cellules acidophiles des pseudobranchies à lamelles libres ont un rôle osmorégulateur normal. D'après Fischer-Scherl et Hoffman (1986), les cellules pseudobranchiales pourraient aussi avoir un

of the gill, it may have an important endocrine function. The fish becomes dark after removal of the pseudobranch, so the pseudobranch appears to be involved in control of chromatophores in the skin. This may occur through the choroid gland of the eye which receives blood from the pseudobranch, and degenerates after it is removed (Parry and Holliday 1960). Pseudobranch cells have the highest concentration of carbonic anhydrase of any teleost fish cells (Granel 1960). This may be used in the swimbladder, since removal of the pseudobranch reduced the ability of the swimbladder to secrete gas by about 50% (Copeland 1951).

We sometimes found nodules of *Loma morhua* in the pseudobranch. In addition "X-cell lesions" have been found in *Gadus morhua* from the Canadian Atlantic Ocean, (Plate 28, Fig. 3; Plate 35) the German Bight, and off Norway, and in the Pacific cod, *Gadus macrocephalus* (Morrison et al. 1982).

References

ALPERS, C. E., B. B. CAIN, M. MYERS, S. R. WELLINGS, M. PORE, J. BAGSHAW, AND C. J. DAWE. 1977. Pathologic anatomy of pseudobranch tumours in Pacific cod, *Gadus macrocephalus*. J. Nat. Cancer Inst. 59: 377–398.

BETTEX-GALLAND, M., AND G. M. HUGHES. 1973. Contractile filamentous material in the pillar cells of fish gills. J. Cell. Sci. 13: 359–370.

BIJTEL, J. H. 1949. The structure and the mechanism of movement of the gill-filaments in Teleosti. Arch. Néerl. Zool. 8: 267–288.

BOYD, R. B., A. L. DEVRIES, J. T. EASTMAN, AND G. G. PIETRA. 1980. The secondary lamellae of the gills of cold water (high latitude) teleosts. A comparative light and electron microscopic study. Cell Tissue Res. 213: 361–367.

CALLIET, G. M., M. S. LOVE, AND A.W. EBELING. 1986. Fishes, A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. Wadsworth Publishing Company, Belmont, CA.

CHIASSON, R. 1980. Laboratory anatomy of the perch. Third ed. Wm. C. Brown Company Publishers. 2460 Kerper Boulevard, Dubuque, IA. 52001.

COLEMAN, R., Z. YARON, AND Z. ILAN. 1977. An ultrastructural study of the mitochondria-rich "chloride" cells from the gills of freshwater and seawater-adapted *Tilapia aurea* subjected to a pesticide. J. Fish Biol. 11: 589–594.

CONTE, F. P. 1969. Salt secretion. *In* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology Vol. 1. Excretion, ionic regulation, and metabolism. Academic Press, New York and London.

COPELAND, D. E. 1951. Function of glandular pseudobranch in teleosts. Am. J. Physiol. 167: 775.

DENDY, L. A., C. W. PHILPOTT, AND R. L. DETER. 1973. Localization of Na^+, K^+-ATPase and other enzymes in teleost pseudobranch. II. Morphological characterization of intact pseudobranch, subcellular fractions, and plasma membrane substructure. J. Cell Biol. 57: 689–703.

rôle à jouer au niveau de l'adaptation des poissons euryhalins à des eaux de salinités différentes, bien que Parry (1959), Parry et Holliday (1960) et Mattey *et al.* (1978) pensent qu'il est peu probable qu'elles jouent un rôle direct au niveau de l'osmorégulation puisque l'ablation de la pseudobranchie ne modifie nullement le processus d'osmorégulation. Les chercheurs pensent également que même si la pseudobranchie semble être une forme vestigiale de la branchie, elle peut avoir une importante fonction endocrinienne. Après ablation de la pseudobranchie, le poisson devient foncé; il semble donc que la pseudobranchie participe au contrôle des chromatophores situés dans la peau. Cette activité peut s'exercer par le biais de la glande choroïdienne de l'œil qui reçoit le sang provenant des pseudobranchies, et qui dégénère après son ablation (Parry et Holliday, 1960). Les cellules pseudobranchiales ont la plus forte teneur en anhydrase carbonique de toutes les cellules chez les téléostéens (Granel, 1960). Cette propriété peut être utilisée par la vessie natatoire étant donné que l'ablation des pseudobranchies réduit de près de 50 % la capacité de sécrétion de gaz par la vessie natatoire (Copeland, 1951).

Les pseudobranchies portent parfois des nodules de *Loma morhua*. De plus, des « lésions de la cellule X » ont été observées chez des spécimens de *Gadus morhua* provenant des eaux canadiennes de l'Atlantique (planche 28, fig. 3; planche 35), de la baie d'Helgoland (German Bight) et au large de la Norvège, et dans la morue du Pacifique (*Gadus macrocephalus*) (Morrison *et al.*, 1982).

Références

ALPERS, C. E., B. B. CAIN, M. MYERS, S. R. WELLINGS, M. PORE, J. BAGSHAW ET C. J. DAWE. 1977. Pathologic anatomy of pseudobranch tumours in Pacific cod, *Gadus macrocephalus*. J. Nat. Cancer Inst. 59: 377–398.

BETTEX-GALLAND, M. ET G. M. HUGHES. 1973. Contractile filamentous material in the pillar cells of fish gills. J. Cell Sci. 13: 359–370.

BIJTEL, J. H. 1949. The structure and the mechanism of movement of the gill-filaments in Teleosti. Arch. Néerl. Zool. 8: 267–288.

BOYD, R. B., A. L. DEVRIES, J. T. EASTMAN ET G. G. PIETRA. 1980. The secondary lamellae of the gills of cold water (high latitude) teleosts. A comparative light and electron microscopic study. Cell Tissue Res. 213: 361–367.

CALLIET, G. M., M. S. LOVE ET A.W. EBELING. 1986. Fishes, A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. Wadsworth Publishing Company, Belmont, CA.

CHIASSON, R. 1980. Laboratory anatomy of the perch. Third ed. Wm. C. Brown Company Publishers. 2460 Kerper Boulevard, Dubuque, IA. 52001.

COLEMAN, R., Z. YARON ET Z. ILAN. 1977. An ultrastructural study of the mitochondria-rich "chloride" cells from the gills of freshwater and seawater-adapted *Tilapia aurea* subjected to a pesticide. J. Fish Biol. 11: 589–594.

CONTE, F. P. 1969. Salt secretion. *Dans* W. S. Hoar et D. J. Randall [éd.] Fish physiology Vol. 1. Excretion, ionic regulation, and metabolism. Academic Press, New York et Londres.

COPELAND, D. E. 1951. Function of glandular pseudobranch in teleosts. Am. J. Physiol. 167: 775.

DENDY, L. A., C. W. PHILPOTT ET R. L. DETER. 1973. Localization of Na^+, K^+-ATPase and other enzymes in teleost pseudobranch. II. Morphological characterization of intact pseudobranch, subcellular fractions, and plasma membrane substructure. J. Cell Biol. 57: 689–703.

DOUGHERTY, M. M., AND J. S. KING. 1984. A simple, rapid staining procedure for methacrylate embedded tissue sections using chromotrope 2R and methylene blue. Stain Technol. 59: 149–153.

DOUGHERTY, W. J. 1981. Preparation and staining of semi-thin sections of tissues embedded in water-soluble methacrylate for light microscopy, p. 27–38. *In* G. Clark [ed.] Staining procedures, 4th ed., Williams and Wilkins Co., Baltimore, MD.

DUNEL, S., AND P. LAURENT. 1973. Ultrastructure comparée de la pseudobranchie chez les téléostéens marins et d'eau douce. I-L'épithélium pseudobranchial. J. Microsc. (Paris) 16: 53–74.

DUNEL-ERB, S., AND P. LAURENT. 1980. Ultrastructure of marine teleost gill epithelia: S.E.M. and T.E.M. study of the chloride cell apical membrane. J. Morphol. 165: 175–186.

EDDY, F. B. 1982. Osmotic and ionic regulation in captive fish with particular reference to salmonids. Comp. Biochem. Physiol. 73B: 125–141.

FARRELL, A. P. 1980. Vascular pathways in the gill of the ling cod, *Ophiodon elongatus*. Can. J. Zool. 58: 796–806.

FISCHER-SCHERL, TH., AND R. HOFFMANN. 1986. Light and electron-microscope studies on the pseudobranch of the golden orfe, *Leuciscus idus* L. J. Fish Biol. 29: 699–709.

FORSTER, R. P., AND L. GOLDSTEIN. 1969. Formation of excretory products. *In* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish Physiology. Academic Press, New York and London.

FOSKETT, J. K., H. A. BERN, T. E. MACHEN, AND M. CONNOR. 1983. Chloride cells and the hormonal control of teleost fish osmoregulation. J. Exp. Biol. 106: 255–281.

GIRARD, J. P., AND P. PAYAN. 1980. Ion exchanges through respiratory and chloride cells in freshwater- and seawater-adapted teleosteans. Am. J. Physiol. 238: R260–R268.

GOLICK, M. L., AND Q. FEDERMAN. 1985. Pressure sensitive adhesive tape for maintaining tissue orientation while embedding in glycol methacrylate. Stain Technol. 60: 111–112.

GRANEL, F. 1922. Signification morphologique de la pseudobranchie des téléostéens. C. R. Acad. Sci., Paris. 175: 349–351.

1927. La pseudobranchie des téléostéens. Arch. Anat. Microsc. 23. 185–317.

1960. De la pseudobranchie des téléestiens. Bull. Assoc. Anat. 60: 324–330.

GROMAN, D. B. 1982. Histology of the striped bass. Am. Fish. Soc. Monogr. 3. 120 p.

HARB, J. M., AND D. E. COPELAND. 1969. The fine structure of the pseudobranch of the flounder *Paralichthys lethostigma*. Z. Zellforsch. 101: 167–174.

HARDER, W. 1975a. The respiratory organs, Pt. 1, text, p. 287–305; Pt. 2, Figures and Plates, p. 84–86. *In* Anatomy of Fishes. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.

1975b. Supporting and connective tissue, Pt 1, text, p. 16–23. *In* Anatomy of Fishes. E. Sweizerbart'sche Verlagsbuchhandling. Stuttgart.

HOOTMAN, S. R., AND C. W. PHILPOTT. 1980. Accessory cells in teleost branchial epithelium. Am. J. Physiol. 238. R199–R206.

HOSSLER, F. E., J. H. HARPOLE, AND J. A. KING. 1986. The gill arch of the striped bass, *Morone saxatilis*. I. Surface ultrastructure. J. Submiscrosc. Cytol. 18: 519–528.

HOSSLER, F. E. G. MUSIL, K. J. KARNAKY, AND F. H. EPSTEIN. 1985. Surface ultrastructure of the gill arch of the killifish, *Fundulus heteroclitus*, from seawater and freshwater, with spe-

DOUGHERTY, M. M. ET J. S. KING. 1984. A simple, rapid staining procedure for methacrylate embedded tissue sections using chromotrope 2R and methylene blue. Stain Technol. 59: 149–153.

DOUGHERTY, W. J. 1981. Preparation and staining of semi-thin sections of tissues embedded in water-soluble methacrylate for light microscopy, p. 27–38. *Dans* G. Clark [éd.]. Dans Staining procedures, 4e éd., Williams and Wilkins Co., Baltimore, MD.

DUNEL, S. ET P. LAURENT. 1973. Ultrastructure comparée de la pseudobranchie chez les téléostéens marins et d'eau douce. I-L'épithélium pseudobranchial. J. Microsc. (Paris) 16: 53–74.

DUNEL-ERB, S. ET P. LAURENT. 1980. Ultrastructure of marine teleost gill epithelia: S.E.M. and T.E.M. study of the chloride cell apical membrane. J. Morphol. 165: 175–186.

EDDY, F. B. 1982. Osmotic and ionic regulation in captive fish with particular reference to salmonids. Comp. Biochem. Physiol. 73B: 125–141.

FARRELL, A. P. 1980. Vascular pathways in the gill of the ling cod, *Ophiodon elongatus*. Can. J. Zool. 58: 796–806.

FISCHER-SCHERL, TH. ET R. HOFFMANN. 1986. Light and electron-microscope studies on the pseudobranch of the golden orfe, *Leuciscus idus* L. J. Fish Biol. 29: 699–709.

FORSTER, R. P. ET L. GOLDSTEIN. 1969. Formation of excretory products. *Dans* W. S. Hoar et D. J. Randall [éd.]. Fish Physiology. Academic Press, New York et Londres.

FOSKETT, J. K., H. A. BERN, T. E. MACHEN ET M. CONNOR. 1983. Chloride cells and the hormonal control of teleost fish osmoregulation. J. Exp. Biol. 106: 255–281.

GIRARD, J. P. ET P. PAYAN. 1980. Ion exchanges through respiratory and chloride cells in freshwater- and seawater-adapted teleosteans. Am. J. Physiol. 238: R260–R268.

GOLICK, M. L. ET Q. FEDERMAN. 1985. Pressure sensitive adhesive tape for maintaining tissue orientation while embedding in glycol methacrylate. Stain Technol. 60: 111–112.

GRANEL, F. 1922. Signification morphologique de la pseudobranchie des téléostéens. C. R. Acad. Sci., Paris. 175: 349–351.

1927. La pseudobranchie des téléostéens. Arch. Anat. Microsc. 23. 185–317.

1960. De la pseudobranchie des téléestiens. Bull. Assoc. Anat. 60: 324–330.

GROMAN, D. B. 1982. Histology of the striped bass. Am. Fish. Soc. Monogr. 3. 120 p.

HARB, J. M. ET D. E. COPELAND. 1969. The fine structure of the pseudobranch of the flounder *Paralichthys lethostigma*. Z. Zellforsch. 101: 167–174.

HARDER, W. 1975a. The respiratory organs, partie 1, texte, p. 287–305; partie 2, figures et planches, p. 84–86. *Dans* Anatomy of Fishes. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.

1975b. Supporting and connective tissue, Partie 1, texte, p. 16–23. *Dans* Anatomy of Fishes. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.

HOOTMAN, S. R. ET C. W. PHILPOTT. 1980. Accessory cells in teleost branchial epithelium. Am. J. Physiol. 238. R199–R206.

HOSSLER, F. E., J. H. HARPOLE ET J. A. KING. 1986. The gill arch of the striped bass, *Morone saxatilis*. I. Surface ultrastructure. J. Submiscrosc. Cytol. 18: 519–528..

HOSSLER, F. E., G. MUSIL, K. J. KARNAKY ET F. H. EPSTEIN. 1985. Surface ultrastructure of the gill arch of the killifish, *Fundulus heteroclitus*, from seawater and freshwater, with spe-

cial reference to the morphology of apical crypts of chloride cells. J. Morphol. 185: 377–386.

HOSSLER, F. E., J. A. RUBY, AND T. D. MCILWAIN. 1979a. The gill arch of the mullet, *Mugil cephalus*. I. Surface ultrastructure. J. Exp. Zool. 208: 379–398.

1979b. The gill arch of the mullet, *Mugil cephalus*. II. Modification in surface ultrastructure and Na, K-ATPase content during adaptation to various salinities. J. Exp. Zool. 208: 399–406.

HUGHES, G. M. 1977. Ultrastructure of blood capillaries at the respiratory surface of fishes, p. 366–370. *In* Problèmes de Morphologie et d'Embryologie Expérimentales et Comparées. Bulgarian Academy of Sciences, Sofia.

1979. Scanning electron microscopy of the respiratory surfaces of trout gills. J. Zool. London 187: 443–453.

1980. Functional morphology of fish gills, p. 15–36. *In* B. Lahlon [ed.] Epithelial transport in the lower vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge.

HUGHES, G. M., AND A. V. GRIMSTONE. 1965. The fine structure of the secondary lamellae of the gills of *Gadus pollachius*. Q. J. Microsc. Sci. 106: 343–353.

HUGHES, G. M., AND M. MORGAN. 1973. The structure of fish gills in relation to their respiratory function. Biol. Rev. 48: 419–475.

HUGHES, G. M., AND S.-I. UMEZAWA. 1983. Gill structure of the yellowtail and frogfish. Jpn J. Ichthyol. 30: 176–183.

HUGHES, G. M., AND E. R. WEIBEL. 1972. Similarity of supporting tissue in fish gills and the mammalian reticuloendothelium. J. Ultrastruct. Res. 39: 106–114.

HUGHES, G. M., AND D. E. WRIGHT. 1970. A comparative study of the ultrastructure of the water—blood pathway in the secondary lamellae of teleost and elasmobranch fishes—benthic forms. Z. Zellforsch. 104: 478–493.

HUMASON, G. L. 1979. Animal tissue techniques. 4th ed. W. H. Freeman, San Francisco, CA.

JOHNSTONE, A. D. F., AND A. D. HAWKINS. 1980. Changes in respiration and blood circulation of cod. *Gadus morhua* L., induced by exposure to pollutants. Scot. Fish. Res. Rep. 18: 40 p.

KABATA, Z. 1979. Parasitic copepoda of British fishes. British Museum (Natural History). Cromwell Rd., London SW7 5BD, England.

KARNAKY, K. J. 1980. Ion-secretory epithelia: chloride cells in the head region of *Fundulus heteroclitus*. Am. J. Physiol. 238: R185–R198.

1986. Structure and function of the chloride cell of *Fundulus heteroclitus* and other teleosts. Am. Zool. 26: 209–224.

KENDALL, M. W., AND J. E. DALE. 1979. Scanning and transmission electron microscopic observations of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) gill. J. Fish. Res. Board Can. 36: 1072–1079.

KESSEL, R. G., AND H. W. BEAMS. 1960. An electron microscope study of the mitochondria-rich "chloride cells" from the gill filaments of fresh-water and sea-water adapted *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. (Woods Hole). 119: 322 [Abstract].

KHAN, R. A., AND D. LACEY. 1986. Effect of concurrent infections of *Lernaeocera branchialis* (copepoda) and *trypanosoma murmanensis* (protozoa) on Atlantic cod, *Gadus morhua*. J. Wildl. Dis. 22: 201–208.

KIKUCHI, S. 1981. On the fine structure of two kinds of chloride cells in the gill epithelium of a stenohaline fresh-water teleost. Annu. Rep. Iwate Medical Univ., School of Liberal Arts and Sciences 16: 33–45.

LANGE, E., AND J. V. JOHANNESSEN. 1977. Histochemical and ultrastructural studies of chemodectoma-like tumors in the cod (*Gadus morhua* L.) Lab. Invest. 37: 96–104.

LAURENT, P. 1982. Structure of vertebrate gills. *In* D. F. Houlihan, J. C. Rankin, and T. J. Shuttleworth [ed.] Gills. Soc. Exp. Biol. Semin. Ser. 16: 24–43.

cial reference to the morphology of apical crypts of chloride cells. J. Morphol. 185: 377–386.

HOSSLER, F. E., J. A. RUBY ET T. D. MCILWAIN. 1979a. The gill arch of the mullet, *Mugil cephalus*. I. Surface ultrastructure. J. Exp. Zool. 208: 379–398.

1979b. The gill arch of the mullet, *Mugil cephalus*. II. Modification in surface ultrastructure and Na, K-ATPase content during adaptation to various salinities. J. Exp. Zool. 208: 399–406.

HUGHES, G. M. 1977. Ultrastructure of blood capillaries at the respiratory surface of fishes, p. 366–370. *Dans* Problèmes de morphologie et d'embryologie expérimentales et comparées. Bulgarian Academy of Sciences, Sofia.

1979. Scanning electron microscopy of the respiratory surfaces of trout gills. J. Zool. London 187: 443–453.

1980. Functional morphology of fish gills, p. 15–36. *Dans* B. Lahlon [éd.]. Epithelial transport in the lower vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge.

HUGHES, G. M. ET A. V. GRIMSTONE. 1965. The fine structure of the secondary lamellae of the gills of *Gadus pollachius*. Q. J. Microsc. Sci. 106: 343–353.

HUGHES, G. M. ET M. MORGAN. 1973. The structure of fish gills in relation to their respiratory function. Biol. Rev. 48: 419–475.

HUGHES, G. M. ET S.-I. UMEZAWA. 1983. Gill structure of the yellowtail and frogfish. Jpn J. Ichthyol. 30: 176–183.

HUGHES, G. M. ET E. R. WEIBEL. 1972. Similarity of supporting tissue in fish gills and the mammalian reticuloendothelium. J. Ultrastruct. Res. 39: 106–114.

HUGHES, G. M. ET D. E. WRIGHT. 1970. A comparative study of the ultrastructure of the water—blood pathway in the secondary lamellae of teleost and elasmobranch fishes—benthic forms. Z. Zellforsch. 104: 478–493.

HUMASON, G. L. 1979. Animal tissue techniques. 4e éd. W. H. Freeman, San Francisco, CA.

JOHNSTONE, A. D. F. ET A. D. HAWKINS. 1980. Changes in respiration and blood circulation of cod. *Gadus morhua* L., induced by exposure to pollutants. Scot. Fish. Res. Rep. 18: 40 p.

KABATA, Z. 1979. Parasitic copepoda of British fishes. British Museum (Natural History). Cromwell Rd., Londres SW7 5BD, Angleterre.

KARNAKY, K. J. 1980. Ion-secretory epithelia: chloride cells in the head region of *Fundulus heteroclitus*. Am. J. Physiol. 238: R185–R198.

1986. Structure and function of the chloride cell of *Fundulus heteroclitus* and other teleosts. Am. Zool. 26: 209–224.

KENDALL, M. W. ET J. E. DALE. 1979. Scanning and transmission electron microscopic observations of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) gill. J. Fish. Res. Board Can. 36: 1072–1079.

KESSEL, R. G. ET H. W. BEAMS. 1960. An electron microscope study of the mitochondria-rich "chloride cells" from the gill filaments of fresh-water and sea-water adapted *Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. (Woods Hole) 119: 322 [Abstract].

KHAN, R. A. ET D. LACEY. 1986. Effect of concurrent infections of *Lernaeocera branchialis* (copepoda) and *trypanosoma murmanensis* (protozoa) on Atlantic cod, *Gadus morhua*. J. Wildl. Dis. 22: 201–208.

KIKUCHI, S. 1981. On the fine structure of two kinds of chloride cells in the gill epithelium of a stenohaline fresh-water teleost. Annu. Rep. Iwate Medical Univ., School of Liberal Arts and Sciences 16: 33–45.

LANGE, E. ET J. V. JOHANNESSEN. 1977. Histochemical and ultrastructural studies of chemodectoma-like tumors in the cod (*Gadus morhua* L.) Lab. Invest. 37: 96–104.

LAURENT, P. 1982. Structure of vertebrate gills. *Dans* D. F. Houlihan, J. C. Rankin et T. J. Shuttleworth [éd.]. Gills. Soc. Exp. Biol. Semin. Ser. 16: 24–43.

LAURENT, P., AND S. DUNEL. 1980. Morphology of gill epithelia in fish. Am. J. Physiol. 238: R147–R159.

LEIGH-SHARPE, W. H. 1925. A revision of the British species of *Clavella* (Crustacea, copepoda), with a diagnosis of new species: *C. devastatrix* and *C. invicta*. Parasitology 17: 194–200.

LEKNES, I. L. 1981. On the ultrastructure of the endothelium in the bulbus arteriosus of three teleostean species. J. Submicrosc. Cytol. 13: 41–46.

MACLEAN, S. A., C. M. MORRISON, R. A. MURCHELANO, S. EVERLINE, AND J. J. EVANS. 1987. Cysts of unknown etiology in marine fishes of the Northwest Atlantic and Gulf of Mexico. Can. J. Zool. 65: 296–303.

MALLATT, J. 1985. Fish gill structural changes induced by toxicants and other irritants: a statistical review. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 630–648.

MATTEY, D. L., R. MOATE, AND M. MORGAN. 1978. Comparison of 'pseudobranch' type and 'chloride' type cells in the pseudobranch of marine, freshwater and euryhaline teleosts. J. Fish Biol. 13: 535–542.

MATTEY, D. L., M. MORGAN, AND D. E. WRIGHT. 1979. Distribution and development of rodlet cells in the gills and pseudobranch of the bass, *Dicentrachus labrax* (L). J. Fish Biol. 15: 363–370.

1980. A scanning electron microscope study of the pseudobranchs of two marine teleosts. J. Fish Biol. 16: 331–343.

MORGAN, M., AND P. W. A. TOVELL. 1973. The structure of the gill of the trout, *Salmo gairdneri* (Richardson). Z. Zellforsch. 142: 147–162.

MORRISON, C. M. 1979. A dense cell in the epithelium of the gill lamellae of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). J. Fish Biol. 15: 601–605.

1987. Histology of the Atlantic cod, *Gadus morhua*: an atlas. Part one. Digestive tract and associated organs. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 98: 219 p.

MORRISON, C. M., G. MCCLELLAND, J. CORNICK, AND D. MARCOGLIESE. 1986. Parasites and diseases of some marine finfish off Nova Scotia. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1424: v + 36 p.

MORRISON, C. M., AND P. H. ODENSE. 1977. Distribution and morphology of the rodlet cell in fish. J. Fish. Res. Board Can. 35: 101–116.

MORRISON, C. M., G. SHUM, R. G. APPY, P. ODENSE, AND C. ANNAND. 1982. Histology and prevalence of X-cell lesions in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1519–1530.

MORRISON, C. M., AND V. SPRAGUE. 1981. Electron microscope study of a new genus and new species of microsporida in the gill of Atlantic cod *Gadus morhua* L. J. Fish Dis. 4: 15–32.

MOSS, M. L. 1961a. Osteogenesis of acellular teleost fish bone. Am. J. Anat. 108: 99–110.

1961b. Studies of acellular bone of teleost fish. I. Morphological and Systematic variations. Acta Anat. 46: 343–362.

1965. Studies of the acellular bone of teleost fish. V. Histology and mineral homeostasis of fresh-water species. Acta Anat. 60: 262–276.

MURCHELANO, R. A., L. DESPRES-PATANJO, AND J. ZISKOWSKI. 1986. A histopathologic evaluation of gross lesions excised from commercially important North Atlantic marine fishes. NOAA Tech. Rep. NMFS 37.

NEWSTEAD, J. D. 1967. Fine structure of the respiratory lamellae of teleostean gills. Z. Zellforsch. 79: 396–428.

1971. Observations on the relationship between "chloride-type" and "pseudobranch-type" cells in the gills of a fish, *Oligocottus maculosus*. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 116: 1–6.

LAURENT, P. ET S. DUNEL. 1980. Morphology of gill epithelia in fish. Am. J. Physiol. 238: R147–R159.

LEIGH-SHARPE, W. H. 1925. A revision of the British species of *Clavella* (Crustacea, copepoda), with a diagnosis of new species: *C. devastatrix* and *C. invicta*. Parasitology 17: 194–200.

LEKNES, I. L. 1981. On the ultrastructure of the endothelium in the bulbus arteriosus of three teleostean species. J. Submicrosc. Cytol. 13: 41–46.

MACLEAN, S. A., C. M. MORRISON, R. A. MURCHELANO, S. EVERLINE ET J. J. EVANS. 1987. Cysts of unknown etiology in marine fishes of the Northwest Atlantic and Gulf of Mexico. Can. J. Zool. 65: 296–303.

MALLATT, J. 1985. Fish gill structural changes induced by toxicants and other irritants: a statistical review. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 630–648.

MATTEY, D. L., R. MOATE ET M. MORGAN. 1978. Comparison of 'pseudobranch' type and 'chloride' type cells in the pseudobranch of marine, freshwater and euryhaline teleosts. J. Fish Biol. 13: 535–542.

MATTEY, D. L., M. MORGAN ET D. E. WRIGHT. 1979. Distribution and development of rodlet cells in the gills and pseudobranch of the bass, *Dicentrachus labrax* (L). J. Fish Biol. 15: 363–370.

1980. A scanning electron microscope study of the pseudobranchs of two marine teleosts. J. Fish Biol. 16: 331–343.

MORGAN, M. ET P. W. A. TOVELL. 1973. The structure of the gill of the trout, *Salmo gairdneri* (Richardson). Z. Zellforsch. 142: 147–162.

MORRISON, C. M. 1979. A dense cell in the epithelium of the gill lamellae of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). J. Fish Biol. 15: 601–605.

1987. Atlas d'histologie de la morue franche, *Gadus morhua*. Première partie. Tube digestif et organes annexes. Publ. can spéc. sci. halieut. aquat. 98: 219 p.

MORRISON, C. M., G. MCCLELLAND, J. CORNICK ET D. MARCOGLIESE. 1986. Parasites and diseases of some marine finfish off Nova Scotia. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1424: v + 36 p.

MORRISON, C. M. ET P. H. ODENSE. 1977. Distribution and morphology of the rodlet cell in fish. J. Fish. Res. Board Can. 35: 101–116.

MORRISON, C. M., G. SHUM, R. G. APPY, P. ODENSE ET C. ANNAND. 1982. Histology and prevalence of X-cell lesions in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1519–1530.

MORRISON, C. M. ET V. SPRAGUE. 1981. Electron microscope study of a new genus and new species of microsporida in the gill of Atlantic cod *Gadus morhua* L. J. Fish Dis. 4: 15–32.

MOSS, M. L. 1961a. Osteogenesis of acellular teleost fish bone. Am. J. Anat. 108: 99–110.

1961b. Studies of acellular bone of teleost fish. I. Morphological and Systematic variations. Acta Anat. 46: 343–362.

1965 Studies of the acellular bone of teleost fish. V. Histology and mineral homeostasis of fresh-water species. Acta Anat. 60: 262–276.

MURCHELANO, R. A., L. DESPRES-PATANJO ET J. ZISKOWSKI. 1986. A histopathologic evaluation of gross lesions excised from commercially important North Atlantic marine fishes. NOAA Tech. Rep. NMFS 37.

NEWSTEAD, J. D. 1967. Fine structure of the respiratory lamellae of teleostean gills. Z. Zellforsch. 79: 396–428.

1971. Observations on the relationship between "chloride-type" and "pseudobranch-type" cells in the gills of a fish, *Oligocottus maculosus*. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 116: 1–6.

OBERG, K. E. 1967. The reversibility of the respiratory inhibition in gills and the ultrastructural changes in chloride cells from the rotenone-poisoned marine teleost *Gadus callarius* L. Exp. Cell Res. 45: 590–602.

O'CONNER, W. N., AND S. VALLE. 1982. A combination Verhoeff's elastic and Masson's trichrome stain for routine histology. Stain Technol. 57: 207–210.

OLSON, K. R., AND P. O. FROMM. 1973. A scanning electron microscopic study of secondary lamellae and chloride cells of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Z. Zellforsch. 143: 439–449.

PARRY, G. 1959. "Chloride secretory" cells in the gills of teleosts. Nature (London) 183: 1248–1249.

PARRY, G., AND F. G. T. HOLLIDAY. 1960. An experimental analysis of the function of the pseudobranch in teleosts. J. Exp. Biol. 37: 344–354.

PATT, D. I., AND G. R. PATT. 1969. The respiratory system, Chapter 8, p. 206–225. *In* Comparative vertebrate histology. Harper and Row, New York, Evanston and London.

PETTERSSON, K., AND S. NILSSON. 1979. Nervous control of the branchial vascular resistance of the Atlantic cod, *Gadus morhua*. J. Comp. Physiol. 129: 179–183.

PHILPOTT, C. W. 1980. Tubular system membranes of teleost chloride cells: osmotic response and transport sites. Am. J. Physiol. 238: R171–R184.

PHILPOTT, C. W., AND D. E. COPELAND. 1963. Fine structure of chloride cells from three species of *Fundulus*. J. Cell Biol. 18: 389–404.

PISAM, M. 1981. Membranous systems in the "chloride cell" of teleostean fish gill. Their modifications in response to the salinity of the environment. Anat. Rec. 200: 401–414.

POTTS, W. T. W. 1977. Fish gills, Chapter 18. *In* B. L. Gupta, R. B. Moreton, J. L. Oschman, B. J. Wall [ed.] Transport of ions and water in animals. Academic Press, London, New York and San Francisco

POULSEN, E. M. 1939. Investigations upon the parasitic copepod *Clavella uncinata* (O.F. Muller) in Danish waters. Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. Kobenhavn 102: 223–244.

SAETERSDAL, T. S., N.-P. JUSTESEN, AND A. W. KROHNSTAD. 1974. Ultrastructure and innervation of the teleostean atrium. J. Mol. Cell Cardiol. 6: 415–437.

SALA, R., S. CRESPO, V. MARTIN, AND O. CASTELL. 1987. Presence of chloride cells in gill filaments and lamellae of the skate *Torpedo marmorata*. J. Fish Biol. 30: 357–361.

SARDET, C., M. PISAM, AND J. MAETZ. 1979. The surface epithelium of teleostean fish gills. J. Cell Biol. 80: 96–117.

SHOTTER, R. A. 1971. The biology of *Clavella uncinata* (Muller) (Crustacea: Copepoda). Parasitology 63: 419–430.

SMITH, D. G., AND J. CHAMLEY-CAMPBELL. 1981. Localization of smooth-muscle myosin in branchial pillar cells of snapper (*Chrysophys auratus*) by immunofluorescence histochemistry. J. Exp. Zool. 215: 121–124.

SOIVIO, A., AND G. M. HUGHES. 1978. Circulatory changes in secondary lamellae of *Salmo gairdneri* gills in hypoxia and anaesthesia. Ann. Zool. Fennici. 15: 221–225.

STEMPACK, J. G., AND R. T. WARD. 1964. An improved staining method for electron microscopy. J. Cell Biol. 22: 697–701.

STRAUS, L. P. 1963. A study of the fine structure of the so-called chloride cell in the gill of the guppy *Lebistes reticulatus* P. Physiol. Zool. 36: 183–198.

THREADGOLD, L. T., AND A. H. HOUSTON. 1961. An electron microscope study of the "chloride-secretory cell" of *Salmo salar* L., with reference to plasma-electrolyte regulation. Nature (London) 190: 612–614.

1964. An electron microscope study of the "chloride cell" of *Salmo salar* L. Exp. Cell Res. 34: 1–23.

VAN DEN BROEK. 1978. The effects of *Lernaeocera branchialis* on the *Merlangius merlangus* population in the Medway Estuary. J. Fish Biol. 13: 709–715.

OBERG, K. E. 1967. The reversibility of the respiratory inhibition in gills and the ultrastructural changes in chloride cells from the rotenone-poisoned marine teleost *Gadus callarius* L. Exp. Cell Res. 45: 590–602.

O'CONNER, W. N. ET S. VALLE. 1982. A combination Verhoeff's elastic and Masson's trichrome stain for routine histology. Stain Technol. 57: 207–210.

OLSON, K. R. ET P. O. FROMM. 1973. A scanning electron microscopic study of secondary lamellae and chloride cells of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Z. Zellforsch. 143: 439–449.

PARRY, G. 1959. "Chloride secretory" cells in the gills of teleosts. Nature (London) 183: 1248–1249.

PARRY, G. ET F. G. T. HOLLIDAY. 1960. An experimental analysis of the function of the pseudobranch in teleosts. J. Exp. Biol. 37: 344–354.

PATT, D. I. ET G. R. PATT. 1969. The respiratory system, chapitre 8, p. 206–225. *Dans* Comparative vertebrate histology. Harper and Row, New York, Evanston et Londres.

PETTERSSON, K. ET S. NILSSON. 1979. Nervous control of the branchial vascular resistance of the Atlantic cod, *Gadus morhua*. J. Comp. Physiol. 129: 179–183.

PHILPOTT, C. W. 1980. Tubular system membranes of teleost chloride cells: osmotic response and transport sites. Am. J. Physiol. 238: R171–R184.

PHILPOTT, C. W. ET D. E. COPELAND. 1963. Fine structure of chloride cells from three species of *Fundulus*. J. Cell Biol. 18: 389–404.

PISAM, M. 1981. Membranous systems in the "chloride cell" of teleostean fish gill. Their modifications in response to the salinity of the environment. Anat. Rec. 200: 401–414.

POTTS, W. T. W. 1977. Fish gills, chapitre 18. *Dans* B. L. Gupta, R. B. Moreton, J. L. Oschman et B. J. Wall [éd.]. Transport of ions and water in animals. Academic Press, Londres, New York et San Francisco.

POULSEN, E. M. 1939. Investigations upon the parasitic copepod *Clavella uncinata* (O.F. Muller) in Danish waters. Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren. Kobenhavn 102: 223–244.

SAETERSDAL, T. S., N.-P. JUSTESEN ET A. W. KROHNSTAD. 1974. Ultrastructure and innervation of the teleostean atrium. J. Mol. Cell Cardiol. 6: 415–437.

SALA, R., S. CRESPO, V. MARTIN ET O. CASTELL. 1987. Presence of chloride cells in gill filaments and lamellae of the skate *Torpedo marmorata*. J. Fish Biol. 30: 357–361.

SARDET, C., M. PISAM ET J. MAETZ. 1979. The surface epithelium of teleostean fish gills. J. Cell Biol. 80: 96–117.

SHOTTER, R. A. 1971. The biology of *Clavella uncinata* (Muller) (Crustacea: Copepoda). Parasitology 63: 419–430.

SMITH, D. G. ET J. CHAMLEY-CAMPBELL. 1981. Localization of smooth-muscle myosin in branchial pillar cells of snapper (*Chrysophys auratus*) by immunofluorescence histochemistry. J. Exp. Zool. 215: 121–124.

SOIVIO, A., ET G. M. HUGHES. 1978. Circulatory changes in secondary lamellae of *Salmo gairdneri* gills in hypoxia and anaesthesia. Ann. Zool. Fennici. 15: 221–225.

STEMPACK, J. G. ET R. T. WARD. 1964. An improved staining method for electron microscopy. J. Cell Biol. 22: 697–701.

STRAUS, L. P. 1963. A study of the fine structure of the so-called chloride cell in the gill of the guppy *Lebistes reticulatus* P. Physiol. Zool. 36: 183–198.

THREADGOLD, L. T. ET A. H. HOUSTON. 1961. An electron microscope study of the "chloride-secretory cell" of *Salmo salar* L., with reference to plasma-electrolyte regulation. Nature (London) 190: 612–614.

1964. An electron microscope study of the "chloride cell" of *Salmo salar* L. Exp. Cell Res. 34: 1–23.

VAN DEN BROEK. 1978. The effects of *Lernaeocera branchialis* on the *Merlangius merlangus* population in the Medway Estuary. J. Fish Biol. 13: 709–715.

VOGEL, W., AND K.-H. KOCK. 1981. Morphology of gill vessels in icefish. Arch. Fisch Wiss. 31: 139–150.

WATERMANN, B., AND V. DETHLEFSEN. 1980. Preliminary report on histology and incidence of pseudobranch tumors in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the German Bight. ICES, C.M. 1980/E:25.

YASUTAKE, W. T., AND J. H. WALES. 1983. Microscopic anatomy of salmonids: an atlas. U.S. Fish. Wildl. Serv. Resour. Publ. 150: 190 p.

YOUSON, J. H., AND P. A. FREEMAN. 1976. Morphology of the gills of larval and parasitic adult sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. J. Morphol. 149: 73–104.

ZENKER, , W.G.E., H.W. FERGUSON, I.K. BARKER, AND B. WOODWARD. 1987. Epithelial and pillar cell replacement in gills of juvenile trout, *Salmo gairdneri* Richardson. Comp. Biochem. Physiol. 86A: 423-428.

VOGEL, W. ET K.-H. KOCK. 1981. Morphology of gill vessels in icefish. Arch. Fisch Wiss. 31: 139–150.

WATERMANN, B. ET V. DETHLEFSEN. 1980. Preliminary report on histology and incidence of pseudobranch tumors in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the German Bight. ICES, C.M. 1980/E:25.

YASUTAKE, W. T. ET J. H. WALES. 1983. Microscopic anatomy of salmonids: an atlas. U.S. Fish. Wildl. Serv. Resour. Publ. 150: 190 p.

YOUSON, J. H. ET P. A. FREEMAN. 1976. Morphology of the gills of larval and parasitic adult sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. J. Morphol. 149: 73–104.

ZENKER, W.G.E., H.W. FERGUSON, I.K. BARKER ET B. WOODWARD. 1987. Eppithelial and pillar cell replacement in gills of juvenile trout, *Salo gairdneri* Richardson. Comp. Biochem. Physiol. 86A: 423-428.

List of Plates

1. Gills (Gross) 23
2. Gills (Gross) 25
3. Gill arch (L.M.) 27
4. Gill arch and filaments (L.M. Colour) 29
5. Pharyngeal surface of gill arch (L.M. and S.E.M.) . 31
6. Blood supply to gills. Gill filaments (Gross, L.M. & S.E.M.) 33
7. T.S. filament cartilage (T.E.M.) 35
8. Gill filaments and raker (L.M. Colour) 37
9. Gill filaments (S.E.M.) 39
10. Gill filament (S.E.M.) 41
11. Surface of gill filament (T.E.M.) 43
12. Interlamellar region (L.M. and S.E.M.) 45
13. Interlamellar region (T.E.M.) 47
14. Interlamellar region: chloride cells (T.E.M.) 49
15. Interlamellar region: apical cytoplasm of chloride cells (T.E.M.) 51
16. Gill lamella (T.E.M.) 53
17. Gill lamella: basal channel (T.E.M.) 55
18. Gill lamella: part of basal channel (T.E.M.) 57
19. Gill lamella: marginal channel (T.E.M.) 59
20. Gill lamella: chloride cells (T.E.M.) 61
21. Gill lamella: epithelial cell surface (S.E.M.) 63
22. Gill lamella: epithelial cell surface (T.E.M.) 65
23. Gill lamella: pillar cell (T.E.M.) 67
24. Gill lamella: pillar cell (T.E.M.) 69
25. Gill lamella: T.S. junction between two pillar cells (T.E.M.) 71
26. Gill lamella: corrosion cast (S.E.M.) 73
27. Raker (S.E.M. and L.M.) 75
28. Copepods on gills and X-cell lesion (Gross. Colour) 77
29. Abnormalities on gills (S.E.M. and L.M.) 79
30. Pseudobranch (L.M.) 81
31. Pseudobranch (S.E.M. and T.E.M.) 83
32. Pseudobranch (T.E.M.) 85
33. Pseudobranch (T.E.M.) 87
34. Pseudobranch (T.E.M.) 89
35. X-cell lesion (T.E.M.) 91

Liste des planches

1. Branchies (Macroscopique) 23
2. Branchies (Macroscopique) 25
3. Arc branchial (MO) 27
4. Arc et filaments branchiaux (MO. Coloration) 29
5. Surface pharyngienne de l'arc branchial (MO et MEB) 31
6. Irrigation sanguine des branchies. Filaments branchiaux (Macroscopique, MO et MEB) 33
7. Cartilage du filament (MET) 35
8. Filaments branchiaux et branchicténies (MO. Coloration) 37
9. Filaments branchiaux (MEB) 39
10. Filament branchial (MEB) 41
11. Surface d'un filament branchial (MET) 43
12. Région interlamellaire (MO et MEB) 45
13. Région interlamellaire (MEB) 47
14. Région interlamellaire : cellules acidophiles (MET) 49
15. Région interlamellaire : cytoplasme apical de cellules acidophiles (MET) 51
16. Lamelle branchiale (MET) 53
17. Lamelle branchiale : canal basal (MET) 55
18. Lamelle branchiale : partie du canal basal (MET) .. 57
19. Lamelle branchiale : canal marginal (MET) 59
20. Lamelle branchiale : cellules acidophiles (MET) ... 61
21. Lamelle branchiale : surface d'une cellule épithéliale (MEB) 63
22. Lamelle branchiale : surface d'une cellule épithéliale (MET) 65
23. Lamelle branchiale : cellule en pilastre (MET) 67
24. Lamelle branchiale : cellule en pilastre (MET) 69
25. Lamelle branchiale : jonction entre deux cellules en pilastre. CT (MET) 71
26. Lamelle branchiale : pièce moulée obtenue par corrosion (MEB) 73
27. Branchicténie (MEB et MO) 75
28. Copépodes sur les branchies et lésion de la cellule X (Macroscopique, coloration) 77
29. Anomalies au niveau des branchies (MEB et MO) . 79
30. Pseudobranchie (MO) 81
31. Pseudobranchie (MEB et MET) 83
32. Pseudobranchie (MET) 85
33. Pseudobranchie (MET) 87
34. Pseudobranchie (MET) 89
35. Lésion d'une cellule X (MET) 91

Plates

Planches

Plate 1. Gills (Gross)

FIG. 1. Gills on left side of cod, in situ. Operculum removed.
- a. First gill arch
- b. Rakers on first gill arch
- c. Gill filaments
- d. Nodules on filaments (probably microsporidian cysts or nodules of unknown etiology, shown on Plate 29)

FIG. 2. Gills on left side of cod, lifted to show the four gill arches.
- a. First gill arch
- b. Second gill arch
- c. Third gill arch
- d. Fourth gill arch
- e. Rakers on first gill arch
- f. Projections bearing teeth on first gill arch
- g. Projections bearing teeth on third gill arch

FIG. 3. First gill arch: Inner surface uppermost. Bar = 3 mm.
- a. Raker
- b. Projection bearing teeth
- c. Filaments

Planche 1. Branchies (Macroscopique)

FIG. 1. Branchies gauches, *in situ*. Opercule absent
- a. Premier arc branchial
- b. Branchictéries du premier arc branchial
- c. Filaments branchiaux
- d. Nodules présents sur les filaments (probablement des kystes de microsporidies ou nodules d'étiologie inconnue révélés à la planche 29)

FIG. 2. Branchies gauches relevées pour révéler les quatre arcs branchiaux
- a. Premier arc branchial
- b. Deuxième arc branchial
- c. Troisième arc branchial
- d. Quatrième arc branchial
- e. Branchicténies du premier arc branchial
- f. Projections dentigères sur le premier arc branchial
- g. Projections dentigères sur le troisième arc branchial

FIG. 3. Premier arc branchial: surface interne en dessus Échelle = 3 mm
- a. Branchicténie
- b. Projection dentigère
- c. Filaments

1
b
a
d
SPEC.
DATE
2
a
b
c
g
d
3

Plate 2. Gills. (Gross)

FIG. 1. Gills from left side of cod.
Bar in cm.
a. Rakers on first gill arch
b. Second gill arch
c. Third gill arch
d. Dentigerous plate on fourth gill arch

FIG. 2 AND 3: gills from right side of cod. Dorsal ends of arches to left.

FIG. 2. Second gill arch. Outer surface uppermost.
Bar = 5 mm.
a. Double row of projections bearing teeth
b. Gill filaments

FIG. 3. Fourth gill arch and dentigerous plate from floor of pharynx. Outer surface of filaments uppermost.
Bar = 5 mm.
a. Single row of projections
b. Dentigerous plate

Planche 2. Branchies (Macroscopique)

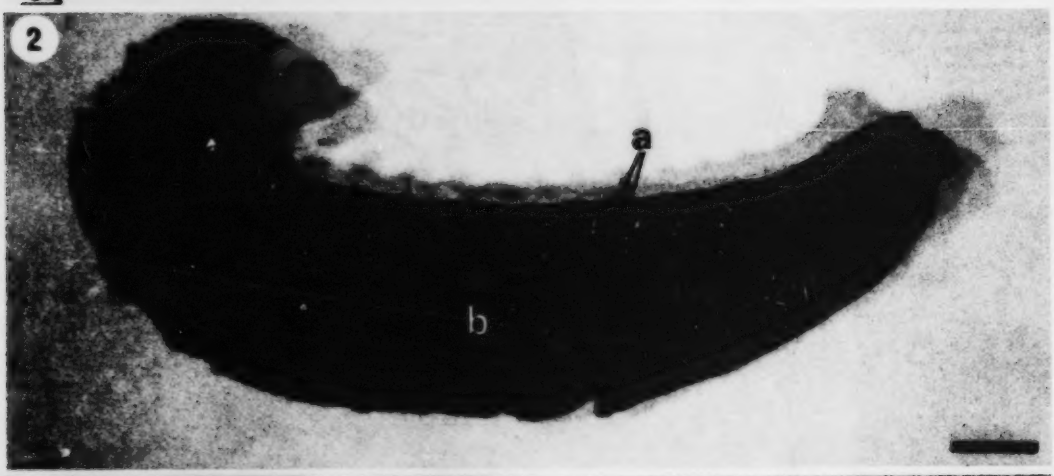
FIG. 1. Branchies gauches
Échelle en cm
a. Branchicténies du premier arc branchial
b. Deuxième arc branchial
c. Troisième arc branchial
d. Plaque dentigère sur le quatrième arc branchial

FIG. 2 ET 3. Branchies droites; extrémités dorsales des arcs à gauche

FIG. 2. Deuxième arc branchial : surface externe en dessus
Échelle = 5 mm
a. Double rangée de projections dentigères
b. Filaments branchiaux

FIG. 3. Quatrième arc branchial et plaque dentigère issue du plancher du pharynx : surface externe des filaments en dessus
Échelle = 5 mm
a. Rangée simple de projections
b. Plaque dentigère

1
a
b
c


2
a
b

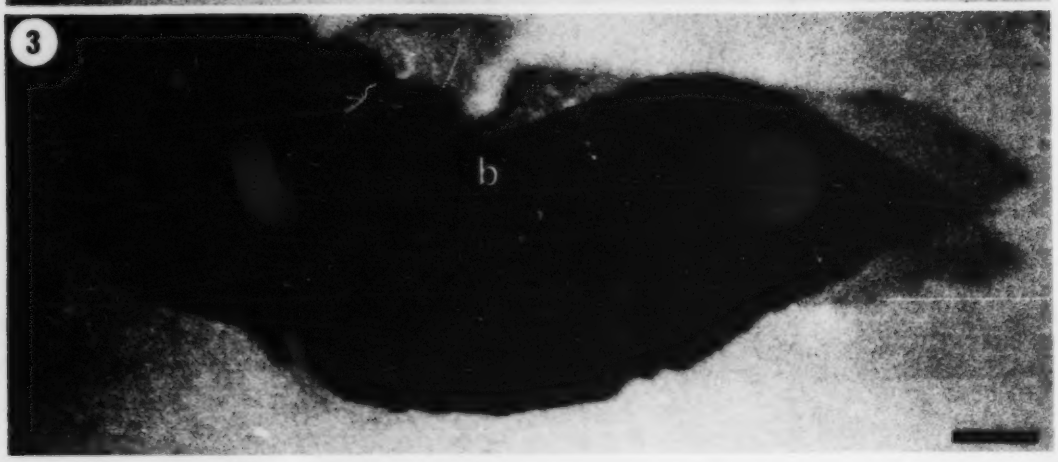

3
b

Plate 3. Gill arch (L.M.)

FIG. 1. T.S. Gill arch (Formalin, V.E.M.T.).
Bar = 4 mm.
a. Cartilage
b. Vascular channels in acellular bone
c. Nerve
d. Cartilage block of gill filament
e. Ligament
f. Afferent arch artery
g. Efferent arch artery
h. Lamellae of gill filament

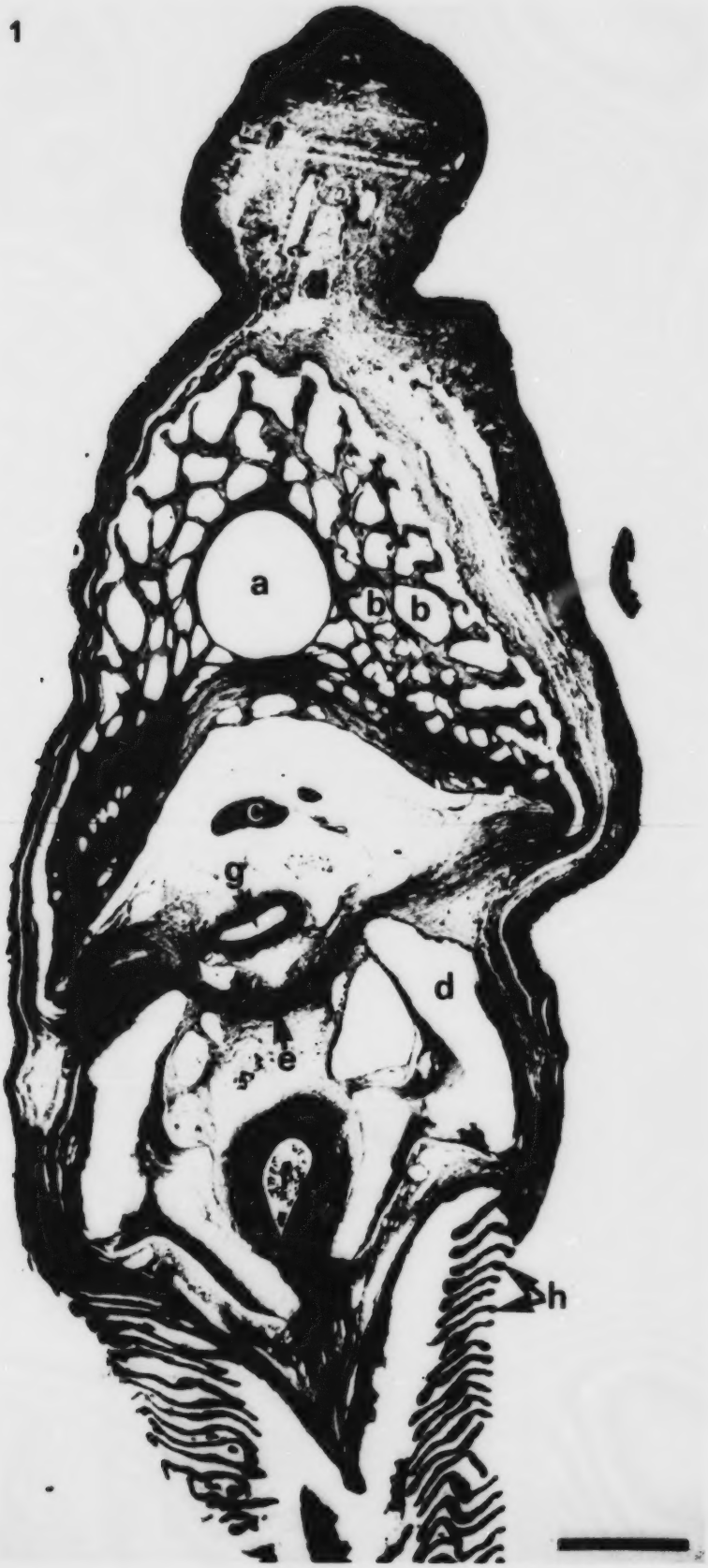
FIG. 2. L.S. Gill arch (Formalin, H. and E.)
Bar = 4 mm.
a. Cartilage
b. Vascular channels in acellular bone
c. Nerve
d. Afferent arch artery
e. Efferent arch artery
f. Ligament

Planche 3. Arc branchial (MO)

FIG. 1. Arc branchial. CT (Formol, VEMT).
Échelle = 4 mm
a. Cartilage
b. Canaux vasculaires de l'os acellulaire
c. Nerf
d. Pièce cartilagineuse du filament branchial
e. Ligament
f. Artère afférente de l'arc
g. Artère efférente de l'arc
h. Lamelles du filament branchial

FIG. 2. Arc branchial. CL (Formol, H et É)
Échelle = 4 mm
a. Cartilage
b. Canaux vasculaires de l'os acellulaire
c. Nerf
d. Artère afférente de l'arc
e. Artère efférente de l'arc
f. Ligament

1



2

Plate 4. Gill arch and filaments (L.M. Colour)

FIG. 1. T.S. Gill arch (Formalin, Alcian blue).
Bar = 0.3 mm.
a. Cartilage
b. Vascular channels in acellular bone
c. Lower part of cartilage and bone of gill filament
d. Nerves
e. Efferent arch artery
f. Efferent filament artery
g. Afferent arch artery
h. Ligament

FIG. 2. T.S. Part of gill arch, showing supporting cartilage and bone, and surface of gill arch (Formalin, P.A.S.).
Bar = 0.1 mm.
a. Cartilage
b. Acellular bone
c. Vascular channel
d. Mucous cells in gill arch epithelium

FIG. 3. T.S. Pharyngeal surface of gill arch, showing attachment of filaments (Formalin, V.E.M.T.).
Bar = 0.3 mm.
a. Striated adductor muscle
b. Efferent arch artery
c. Efferent filament artery
d. Afferent arch artery
e. Afferent filament artery
f. Ligament
g. Cartilage of gill filament
h. Acellular bone of gill filament
i. Lamellae of gill filaments

FIG. 4. L.S. Pharyngeal surface of gill arch, and bases of attached filaments. Gill arch is sectioned near midline, so cartilage and adductor muscle of alternating filaments are shown. (Formalin, P.A.S.).
Bar = 0.3 mm.
a. Adductor muscle
b. Cartilage of gill filament
c. Acellular bone of gill filament

Planche 4. Arc et filaments branchiaux (MO. Coloration)

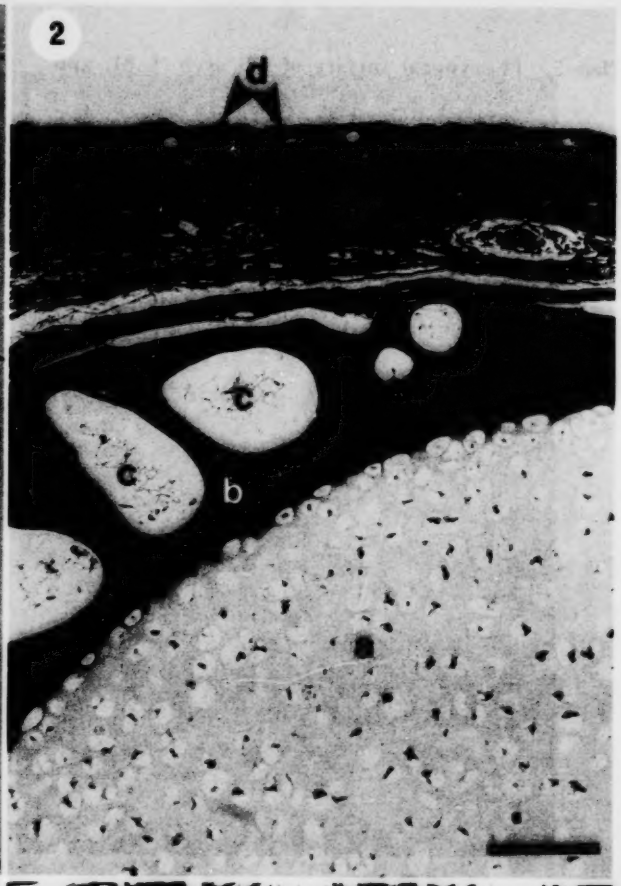
FIG. 1. Arc branchial. CT (Formol, bleu alcian)
Échelle = 0,3 mm
a. Cartilage
b. Canaux vasculaires de l'os acellulaire
c. Partie inférieure du cartilage et de l'os du filament branchial
d. Nerfs
e. Artère efférente de l'arc
f. Artère efférente du filament
g. Artère afférente de l'arc
h. Ligament

FIG. 2. Partie de l'arc branchial illustrant le cartilage de soutien et l'os ainsi que la surface de l'arc branchial. CT (Formol, PAS)
Échelle = 0,1 mm
a. Cartilage
b. Os acellulaire
c. Canal vasculaire
d. Cellules muqueuses dans l'épithélium de l'arc branchial

FIG. 3. Surface pharyngienne de l'arc branchial montrant comment les filaments sont attachés. CT (Formol, VEMT)
Échelle = 0,3 mm
a. Muscle adducteur strié
b. Artère efférente de l'arc
c. Artère efférente du filament
d. Artère afférente de l'arc
e. Artère afférente du filament
f. Ligament
g. Cartilage du filament branchial
h. Os acellulaire du filament branchial
i. Lamelles des filaments branchiaux

FIG. 4. Surface pharyngienne de l'arc branchial, et bases des filaments attachés. CL. (La coupe de l'arc branchial est effectuée près de la ligne médiane, de façon que l'on puisse voir le cartilage et le muscle adducteur de filaments qui alternent). (Formol, PAS)
Échelle = 0,3 mm
a. Muscle adducteur
b. Cartilage du filament branchial
c. Os acellulaire du filament branchial

1
a


2
d
c
c
b

3
c
b
f
h
a
i

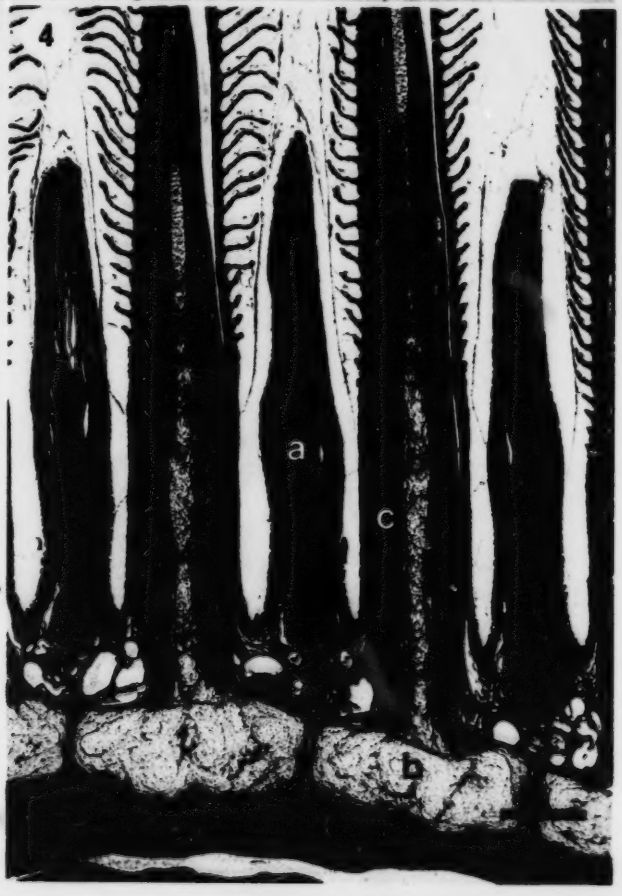

4
a
c
b

Plate 5. Pharyngeal surface of gill arch (L.M. and S.E.M.)

FIG. 1. (S.E.M.)
Bar = 5 μm.
a. Microridges
b. Mucus secreted by mucous cells

FIG. 2. (S.E.M.)
Bar = 50 μm.
a. Taste bud

FIG. 3. (S.E.M.)
Bar = 500 μm.
a. Gill arch
b. Projection on gill arch
c. Teeth
d. Taste buds

FIG. 4. (L.M.) Formalin, H. and E.
Bar = 500 μm.
a. Acellular bone of gill arch
b. Projection on gill arch
c. Attachment bone of tooth
d. Central pulp cavity of tooth
e. Vasodentine of tooth
f. Enameloid cap of tooth

Planche 5. Surface pharyngienne de l'arc branchial (MO et MEB)

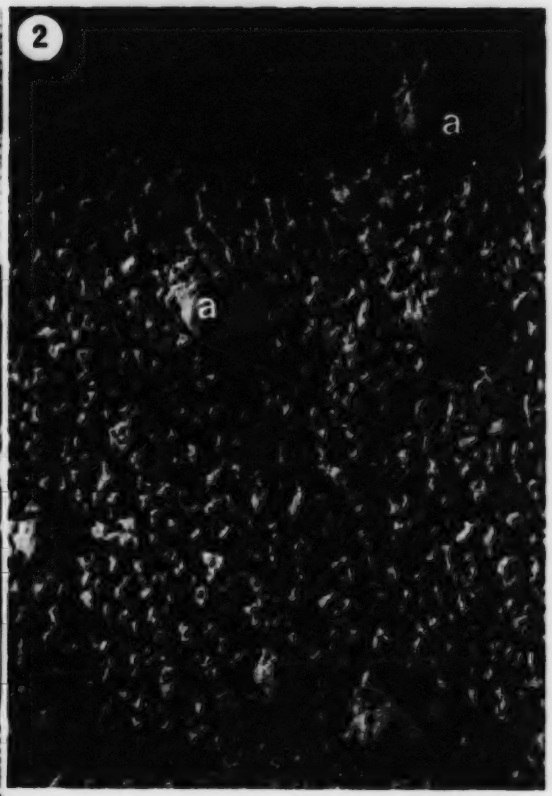
FIG. 1. (MEB)
Échelle = 5 μm
a. Microcrêtes
b. Mucus sécrété par des cellules muqueuses

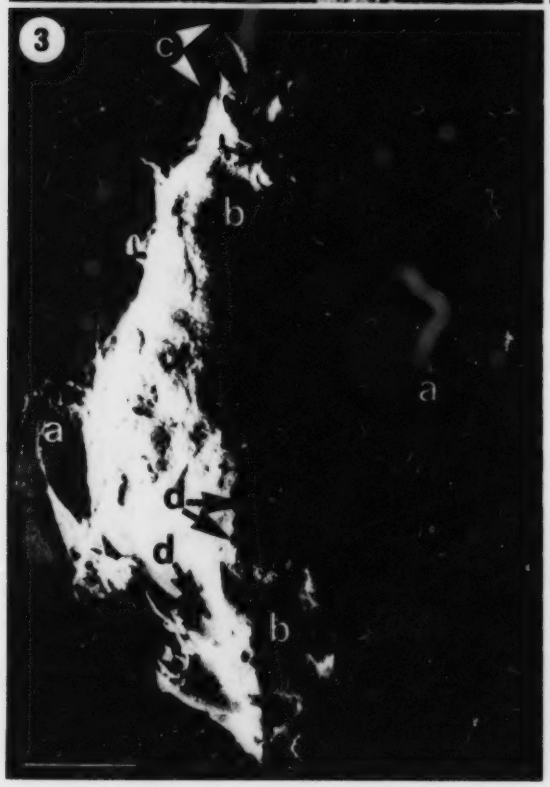
FIG. 2. (MEB)
Échelle = 50 μm
a. Bourgeon du goût

FIG. 3. (MEB)
Échelle = 500 μm
a. Arc branchial
b. Projection sur l'arc branchial
c. Dents
d. Bourgeons du goût

FIG. 4. (MO) Formol, H et É
Échelle = 500 μm
a. Os acellulaire de l'arc branchial
b. Projection sur l'arc branchial
c. Os d'attache d'une dent
d. Cavité pulpaire centrale d'une dent
e. Vasodentine d'une dent
f. Capsule d'énaméloïde d'une dent

1
b


2
a
a


3
c
b
a
a
d
d
b

4
b
a
d
e
b
c
f

Plate 6. Blood supply to gills. Gill Filaments (Gross, L.M. and S.E.M.)

FIG. 1. Corrosion cast of blood supply to gills. Some afferent filament arteries and the capillary sheets of the lamellae have been cast.
Bar = 5 mm.
a. Ventral aorta
b. Afferent branchial artery
c. Afferent arch artery to second gill arch
d. Afferent filament arteries

FIG. 2. T.S. Gill filament (L.M.) (Formalin, H. and E.)
Bar = 200 μm.
a. Cartilage
b. Acellular bone
c. Afferent filament artery
d. Efferent filament artery
e. Lamellar arteriole
f. Central venous sinus
g. Lamella

FIG. 3. L.S. gill filaments (L.M.) (Formalin, H. and E.)
Bar = 30 μm.
a. Cartilage
b. Lamellae

FIG. 4. T.S. gill filament (S.E.M.)
Bar = 200 μm.
a. Cartilage
b. Acellular bone
c. Afferent filament artery
d. Efferent filament artery
e. Central venous sinus
f. Lamellae

Planche 6. Irrigation sanguine des branchies. Filaments branchiaux (Macroscopique, MO et MEB)

FIG. 1. Pièce moulée de l'irrigation sanguine des branchies obtenue par corrosion.
Quelques artères afférentes des filaments et les feuillets capillaires des lamelles ont été moulés.
Échelle = 5 mm
a. Aorte ventrale
b. Artère branchiale afférente
c. Artère afférente de l'arc menant au deuxième arc branchial
d. Artères afférentes du filament

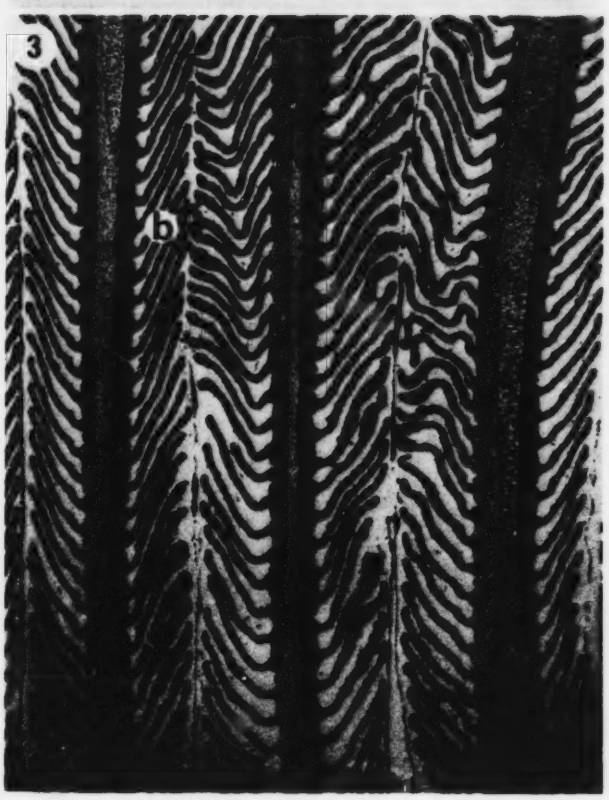
FIG. 2. Filament branchial. CT (MO) (Formol, H et É)
Échelle = 200 μm
a. Cartilage
b. Os acellulaire
c. Artère afférente du filament
d. Artère efférente du filament
e. Artériole lamellaire
f. Sinus veineux central
g. Lamelle

FIG. 3. Filaments branchiaux. CL (MO) (Formol, H et É)
Échelle = 30 μ
a. Cartilage
b. Lamelles

FIG. 4. Filament branchial. CT (MEB)
Échelle = 200 μm
a. Cartilage
b. Os acellulaire
c. Artère afférente du filament
d. Artère efférente du filament
e. Sinus veineux central
f. Lamelles

1
d
c
c

2
d
e
f
g
a
b
e
c


3
b

4
d
e
a
c

Plate 7. T.S. filament cartilage (T.E.M.)
Bar = 2 μm.

a. Nucleus
b. Mitochondria
c. Rough endoplasmic reticulum
} Chondrocyte
d. Cartilage matrix
e. Fibroblast of perichondrium
f. Fibroblast outside perichondrium

Planche 7. Cartilage du filament. CT (MET)

Échelle = 2 μm
a. Noyau
b. Mitochondrie
c. Réticulum endoplasmique rugueux
} Chondrocyte
d. Matrice du cartilage
e. Fibroblaste du périchondre
f. Fibroblaste à l'extérieur du périchondre

f
e
e
f
e
d
a
b
d

Plate 8. Gill filaments and raker (L.M. Colour)

FIG. 1. L.S. Gill arch and filaments (Formalin, Alcian blue).
Bar = 0.3 mm.
a. Cartilage
b. Acellular bone
c. Afferent filament artery
d. Lamellae

FIG. 2. L.S. Gill filament and lamellae (Formalin, P.A.S.).
Bar = 50 μm.
a. Mucous cells
b. Gill lamellae
c. Pillar cells

FIG. 3. L.S. Gill filament (Formalin, P.A.S.).
Bar = 0.1 mm.
a. Efferent filament artery
b. Efferent lamellar arterioles
c. Mucous cells on surface of filament

FIG. 4. L.S. Raker from first gill arch (Formalin, P.A.S.).
Bar = 0.1 mm.
a. Acellular bone
b. Mucous cells

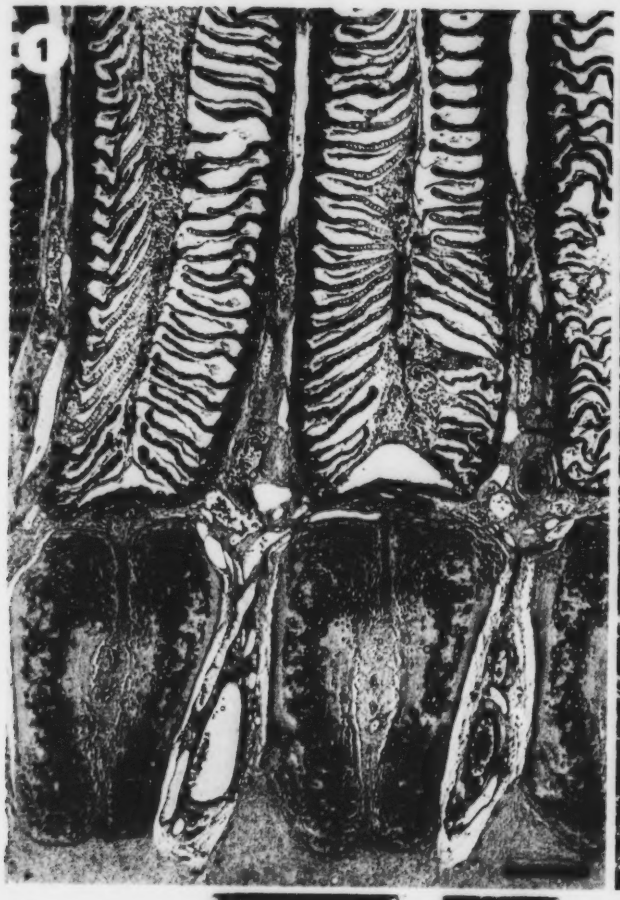
Planche 8. Filaments branchiaux et branchicténies (MO. Coloration).

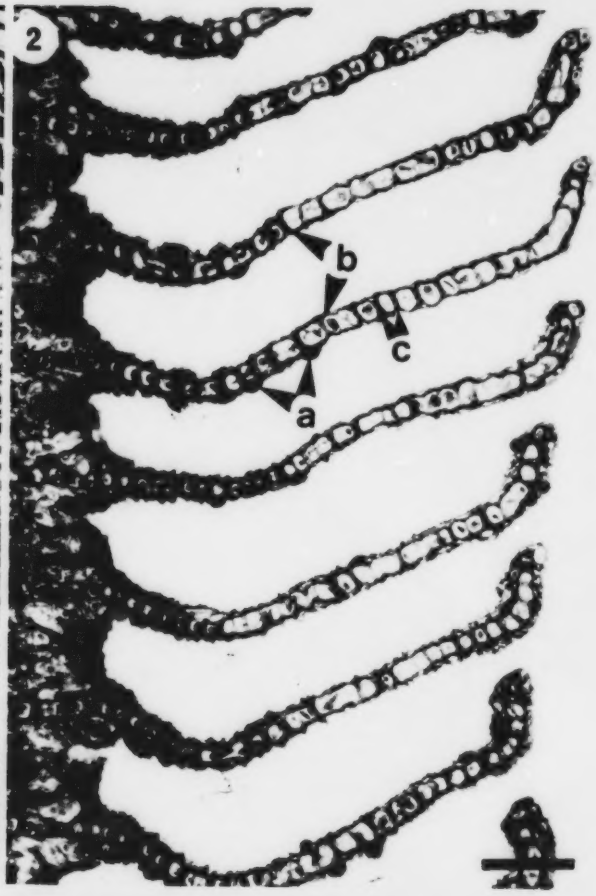
FIG. 1. Arc et filaments branchiaux. CL (Formol, bleu alcian)
Échelle = 0,3 mm
a. Cartilage
b. Os acellulaire
c. Artère afférente du filament
d. Lamelles

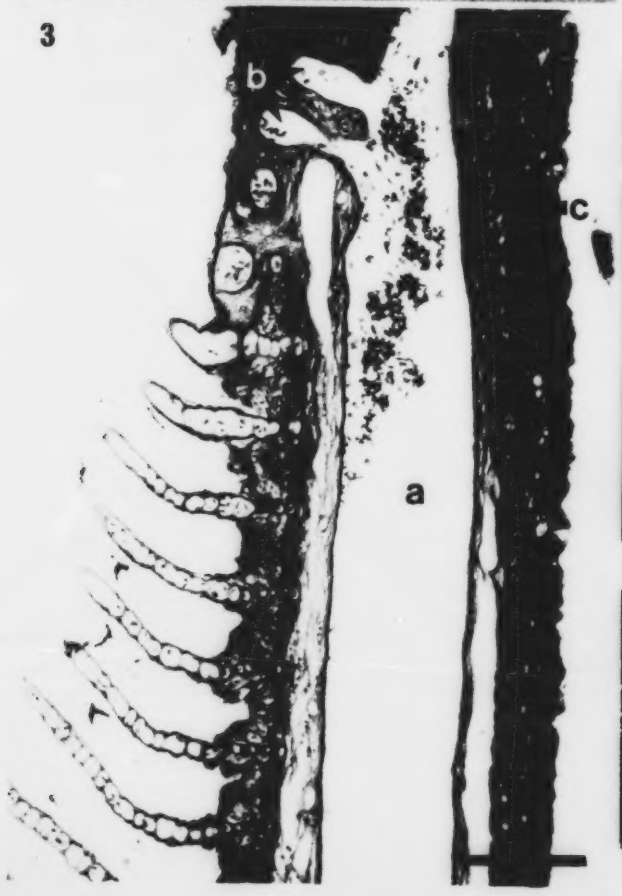
FIG. 2. Filament et lamelles branchiales. CL (Formol, PAS)
Échelle = 50 μm
a. Cellules muqueuses
b. Lamelles branchiales
c. Cellules en pilastre

FIG. 3. Filament branchial. CL (Formol, PAS)
Échelle = 0,1 mm
a. Artère efférente du filament
b. Artérioles lamellaires efférentes
c. Cellules muqueuses à la surface d'un filament

FIG. 4. Branchicténie du premier arc branchial. CL (Formol, PAS)
Échelle = 0,1 mm
a. Os acellulaire
b. Cellules muqueuses




b
c
a


b
a
c

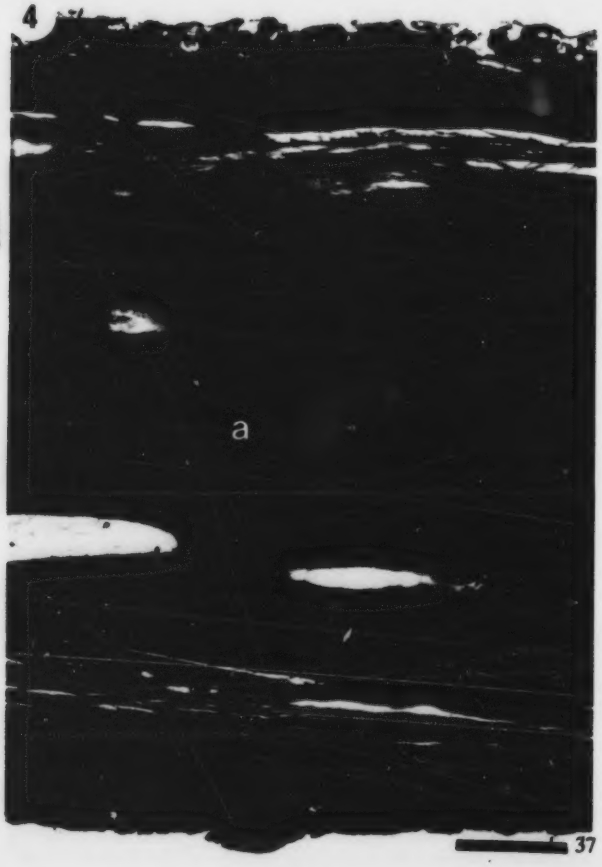

a

Plate 9. Gill Filaments (S.E.M.)

FIG. 1. Surface of filament.
Bar = 100 μm.
a. Afferent side of filament
b. Efferent side of filament
c. Lamellae

FIG. 2. Surface of filament tip.
Bar = 200 μm.
a. Lamellae

FIG. 3. Corrosion cast of filament.
Bar = 100 μm.
a. Afferent filament artery
b. Efferent filament artery
c. Afferent lamellar arteriole
d. Lamellar capillary sheet
e. Efferent lamellar arteriole

FIG. 4. Corrosion cast of filament. View from side of filament containing efferent filament artery, showing blood supply to two rows of lamellae.
Bar = 50 μm.
a. Efferent filament artery
b. Efferent lamellar arteriole
c. Lamellar capillary sheet
d. Marginal channel

Planche 9. Filaments branchiaux (MEB)

FIG. 1. Surface du filament
Échelle = 100 μm
a. Côté afférent du filament
b. Côté efférent du filament
c. Lamelles

FIG. 2. Surface de l'extrémité du filament
Échelle = 200 μm
a. Lamelles

FIG. 3. Pièce moulée du filament obtenue par corrosion
Échelle = 100 μm
a. Artère afférente du filament
b. Artère efférente du filament
c. Artériole lamellaire afférente
d. Feuillet capillaire de la lamelle
e. Artériole lamellaire efférente

FIG. 4. Pièce moulée du filament obtenue par corrosion. Vue latérale du filament contenant l'artère efférente du filament illustrant l'irrigation sanguine de deux rangées de lamelles.
Échelle = 50 μm
a. Artère efférente du filament
b. Artériole lamellaire efférente
c. Feuillet capillaire de la lamelle
d. Canal marginal

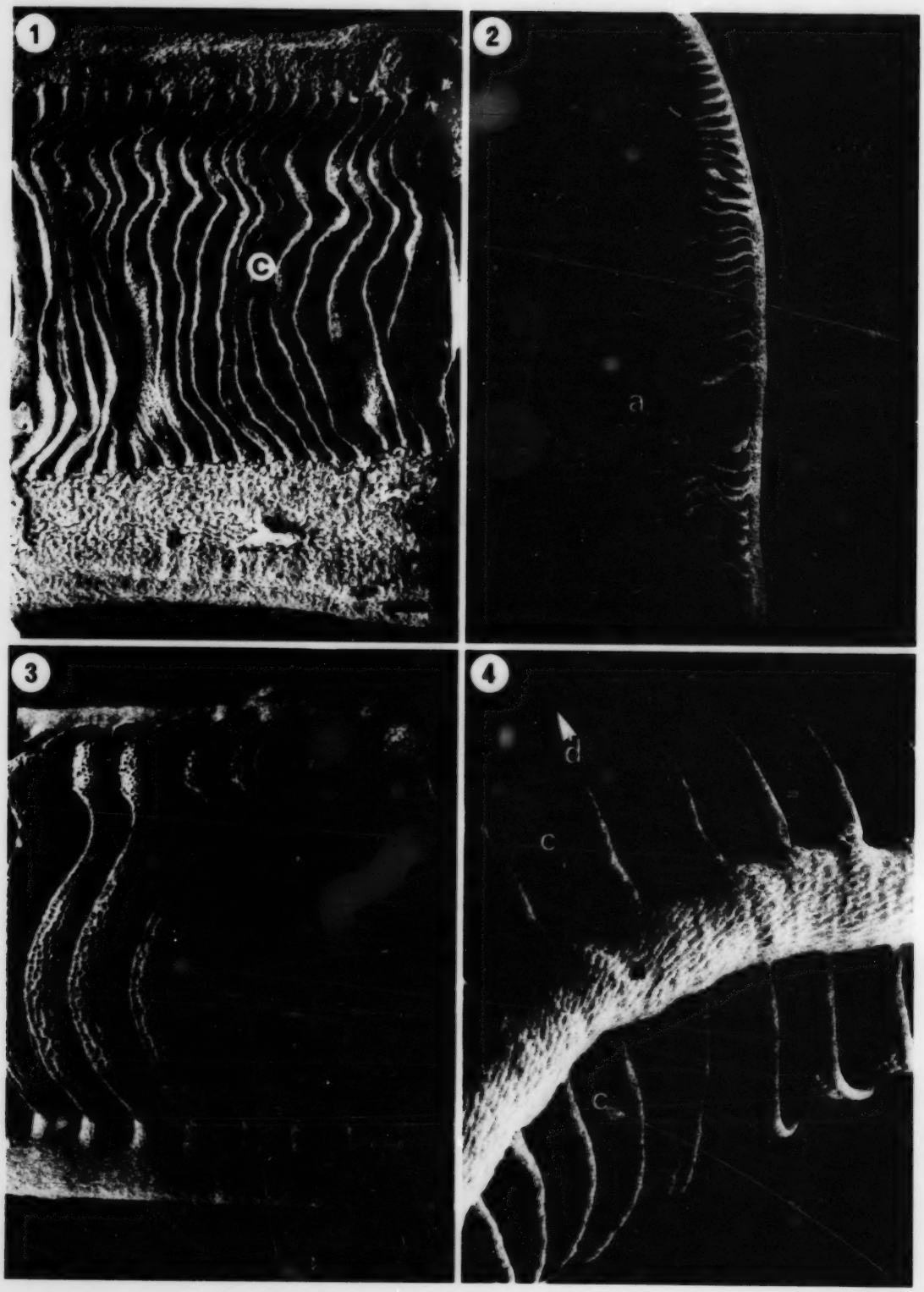

1
c
2
a
3
4
d
c
c

Plate 10. Gill filament (S.E.M.)

FIG. 1. Side of filament containing efferent filament artery.
Bar = 100 μm.
a. Side of filament
b. Lamellae

FIG. 2. Side of filament containing afferent filament artery.
Bar = 100 μm.
a. Side of filament
b. Lamellae

FIG. 3. Epithelial cells on surface of filament.
Bar = 10 μm.
a. Microridges on surface of epithelial cell

FIG. 4. Epithelial and mucous cells on surface of filament.
Bar = 2 μm.
a. Mucus produced by mucous cells

Planche 10. Filament branchial (MEB)

FIG. 1. Côté du filament contenant l'artère efférente du filament
Échelle = 100 μm
a. Côté du filament
b. Lamelles

FIG. 2. Côté du filament contenant l'artère afférente du filament
Échelle = 100 μm
a. Côté du filament
b. Lamelles

FIG. 3. Cellules épithéliales à la surface du filament
Échelle = 10 μm
a. Microcrêtes à la surface d'une cellule épithéliale

FIG. 4. Cellules épithéliales et cellules muqueuses à la surface du filament
Échelle = 2 μm
a. Mucus produit par des cellules muqueuses

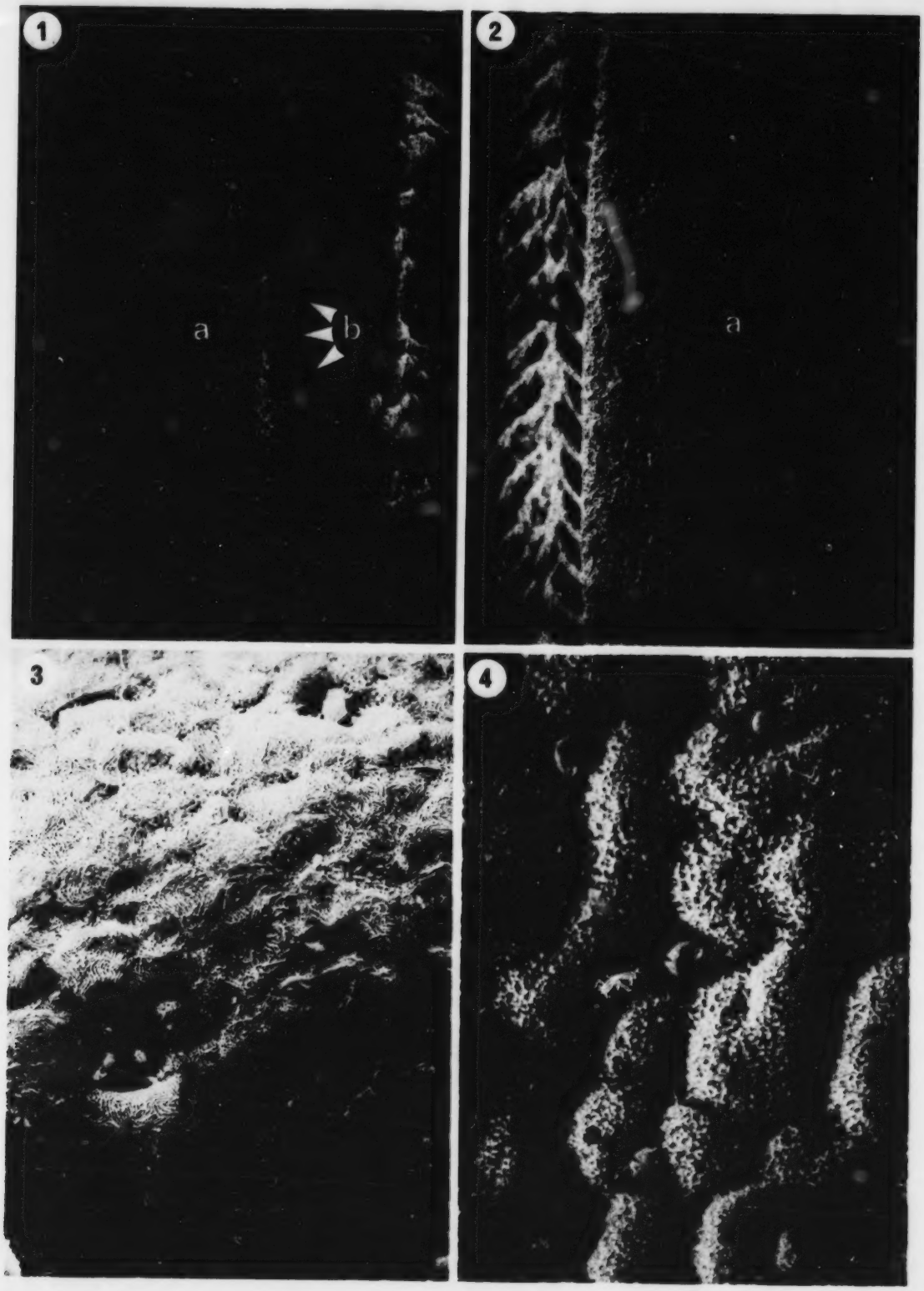

1
a
b
2
a
3
4

Plate 11. Surface of gill filament (T.E.M.)

Bar for Fig. 1 and Fig. 2 = 2 μm.

FIG. 1. L.S.
- a. Mucous cell
- b. Degenerating cell
- c. Nucleus
- d. Mitochondria
- e. Dense granules in apical cytoplasm
- f. Microridges

(c–f: Epithelial cell)
- g. Fibroblast
- h. Desmosome
- i. Mononuclear leukocyte

FIG. 2. T.S. showing rodlet cell.
- a. Rodlets
- b. Mitochondria
- c. Fibrous capsule

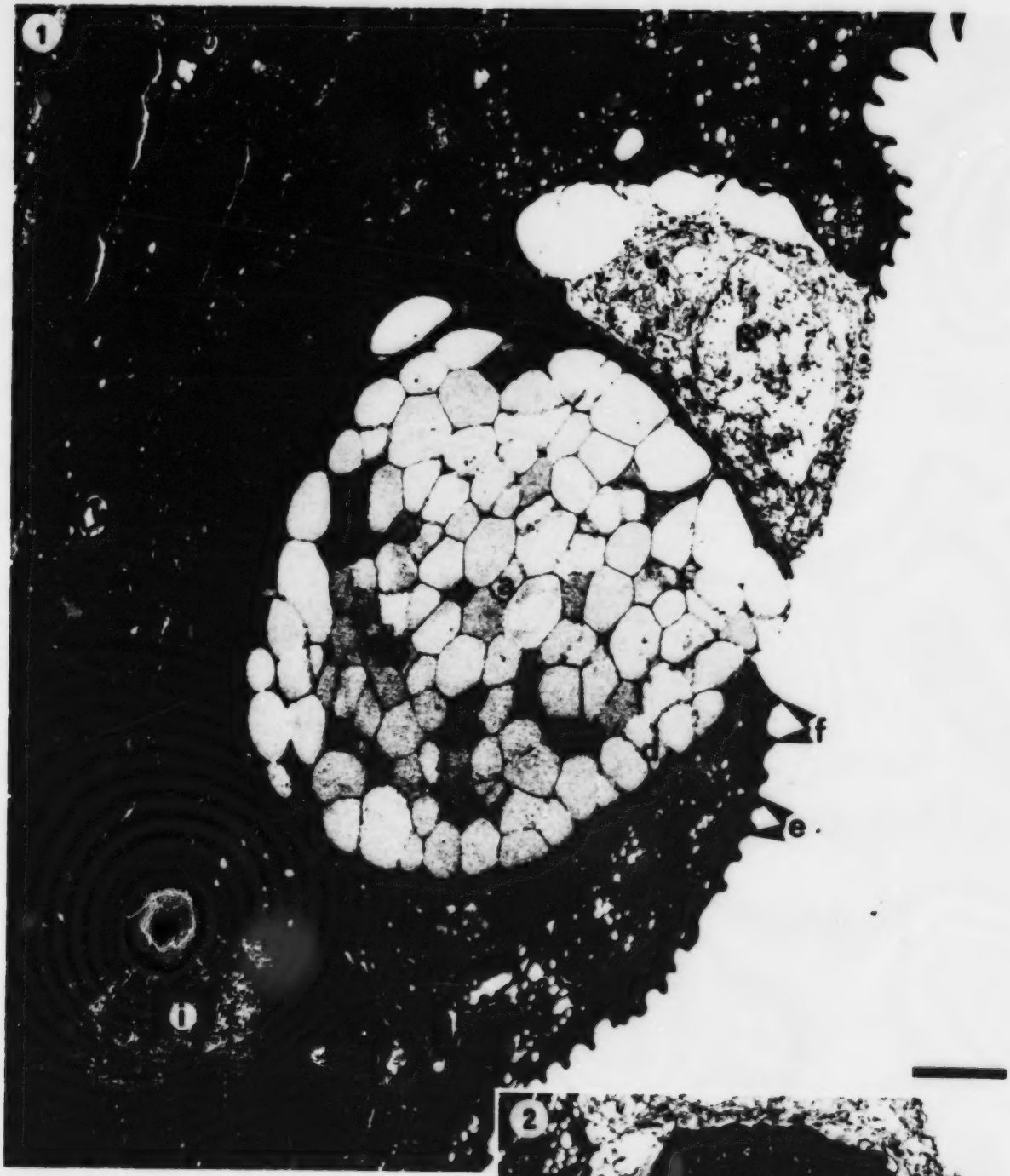
Planche 11. Surface d'un filament branchial (MET)

Échelle pour les figures 1 et 2 = 2 μm

FIG. 1. Coupe longitudinale (CL)
- a. Cellule muqueuse
- b. Cellule en voie de dégénérescence
- c. Noyau
- d. Mitochondrie
- e. Grains denses dans le cytoplasme apical
- f. Microcrêtes

(c–f: Cellule épithéliale)
- g. Fibroblaste
- h. Desmosome
- i. Mononucléaire

FIG. 2. Coupe transversale montrant une cellule à bâtonnet
- a. Bâtonnets
- b. Mitochondrie
- c. Capsule fibreuse


1
f
e
i

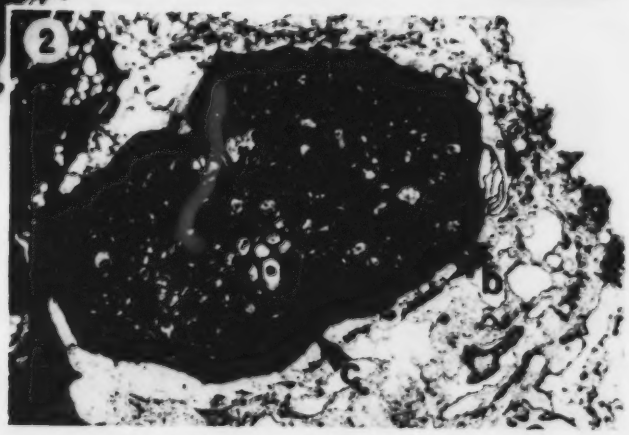

2
b

Plate 12. Interlamellar region (L.M. and S.E.M.)

FIG. 1. L.M. (Formalin, J.B.4., Van Gieson).
Bar = 20 μm.
a. Chloride cell
b. Lamella
c. Cartilage of filament
d. Acellular bone of filament
e. Basal channel of lamella

FIG. 2. S.E.M.
Bar = 2 μm.
a. Apical pit of chloride cell (?)
b. Mucus produced by mucous cell
c. Microridges on epithelial cell

Planche 12. Région interlamellaire (MO et MEB)

FIG. 1. MO (Formol, J.B.4., Van Gieson)
Échelle = 20 μm
a. Cellule acidophile
b. Lamelle
c. Cartilage du filament
d. Os acellulaire du filament
e. Canal basal d'une lamelle

FIG. 2. MEB
Échelle = 2 μm
a. Crypte apicale d'une cellule acidophile (?)
b. Mucus produit par une cellule muqueuse
c. Microcrêtes sur une cellule épithéliale

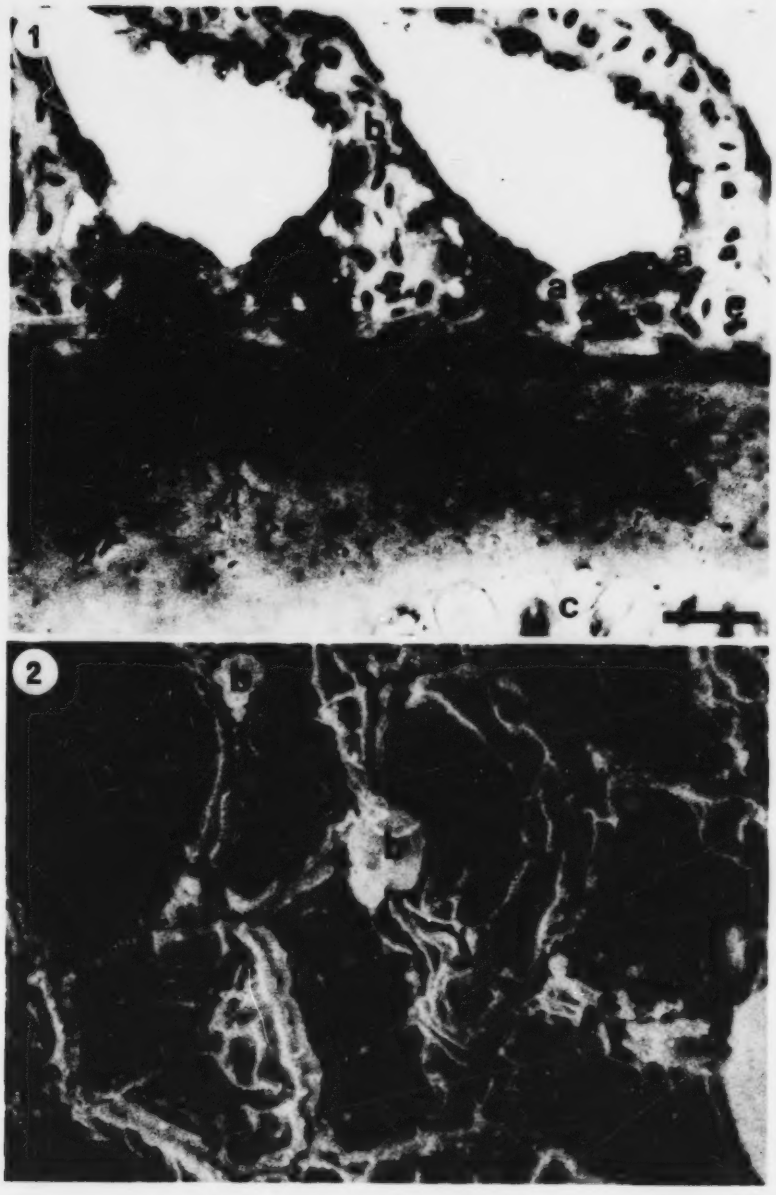

1
b
a
a
c
2
b
b

Plate 13. Interlamellar region (T.E.M.)

Bar = 2 μm.

a. Mucous cell
b. Dense granules in epithelial cell
c. Microridges on epithelial cell
d. Mononuclear leukocyte

Planche 13. Région interlamellaire (MET)

Échelle = 2 μm

a. Cellule muqueuse
b. Grains denses dans une cellule épithéliale
c. Microcrêtes sur une cellule épithéliale
d. Mononucléaire

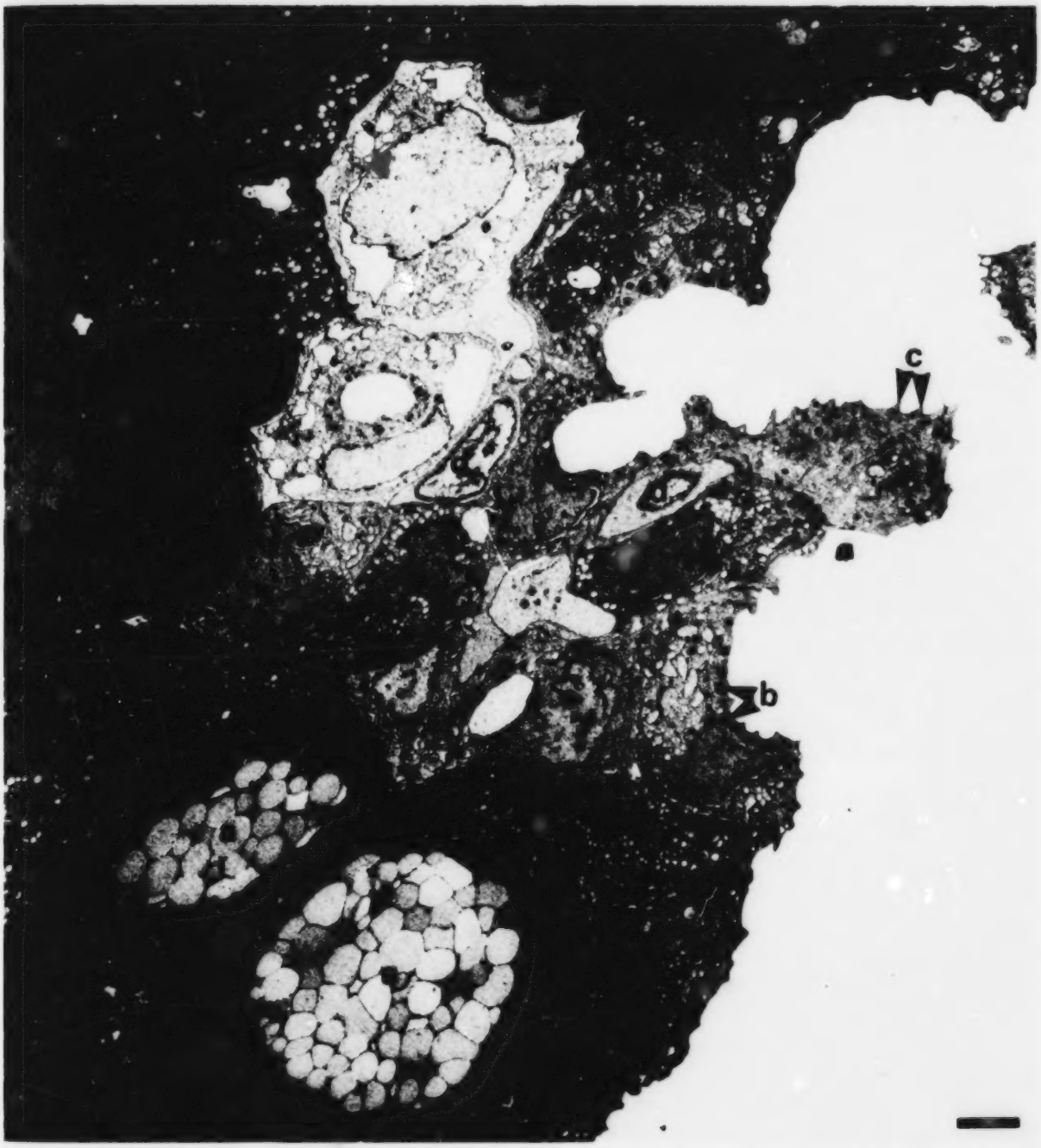

c
b

Plate 14. Interlamellar region: Chloride cells. (T.E.M.)

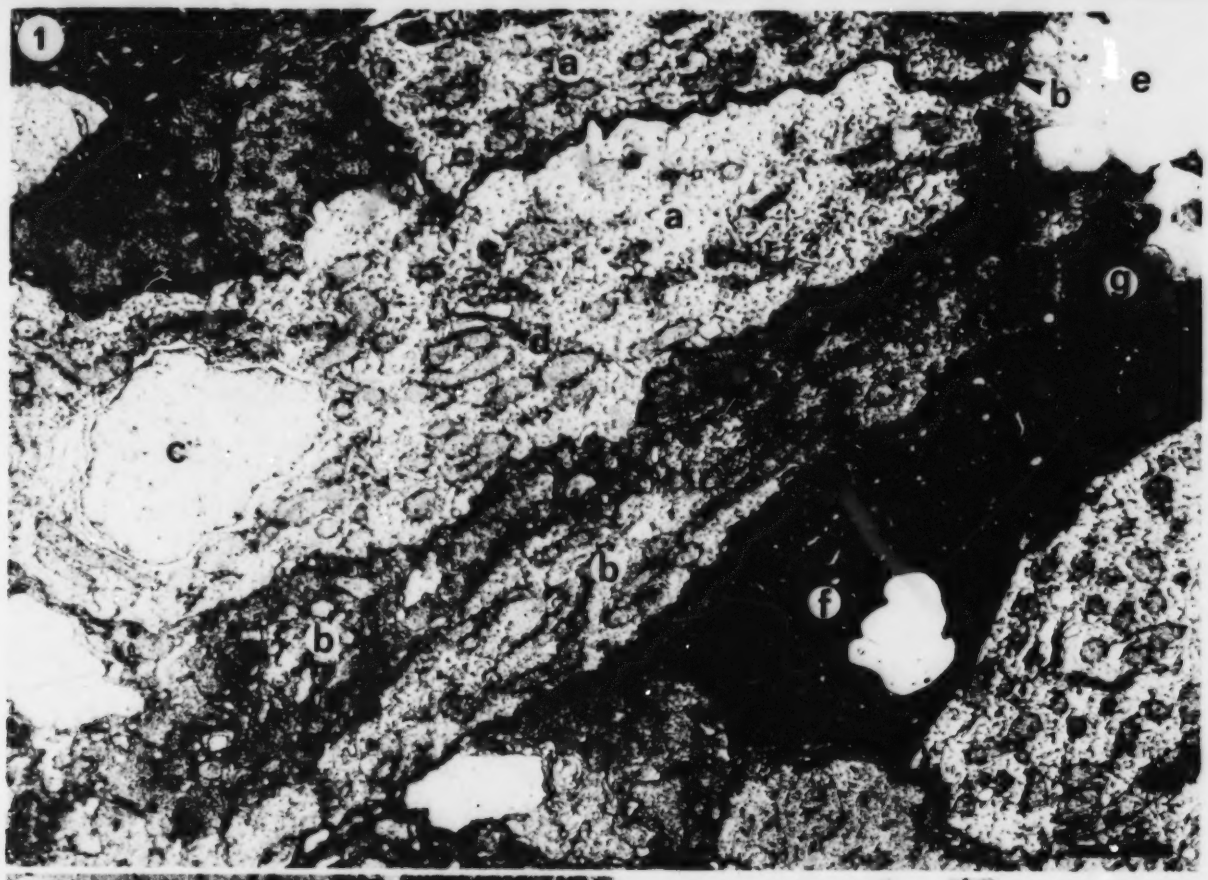
FIG. 1. Bar = 2 μm.
- a. Chloride cell with light cytoplasm
- b. Chloride cell with darker cytoplasm
- c. Basal nucleus of chloride cell
- d. Golgi apparatus of chloride cell
- e. Apical pit
- f. Epithelial cell with dense granules in apical cytoplasm
- g. Mucous cell

FIG. 2. Bar = 1 μm.
- a. Chloride cell with light cytoplasm and irregular apical microvilli
- b. Digitation in apical cytoplasm of light chloride cell
- c. Chloride cells with darker cytoplasm
- d. Digitation in apical cytoplasm of darker chloride cell
- e. Electron dense material in apical pit
- f. Dense granules in apical cytoplasm of epithelial cell
- g. Mucous cell

Planche 14. Région interlamellaire : cellules acidophiles (MET)

FIG. 1. Échelle = 2 μm
- a. Cellule acidophile à cytoplasme clair
- b. Cellule acidophile à cytoplasme sombre
- c. Noyau de base d'une cellule acidophile
- d. Appareil de Golgi d'une cellule acidophile.
- e. Crypte apicale
- f. Cellule épithéliale à grains denses dans le cytoplasme apical
- g. Cellule muqueuse

FIG. 2. Échelle = 1 μm
- a. Cellule acidophile à cytoplasme clair et microvillosités apicales irrégulières
- b. Digitation dans le cytoplasme apical d'une cellule acidophile claire
- c. Cellules acidophiles à cytoplasme sombre
- d. Digitation dans le cytoplasme apical d'une cellule acidophile sombre
- e. Substance opaque aux électrons dans la crypte apicale
- f. Grains denses dans le cytoplasme apical d'une cellule épithéliale
- g. Cellule muqueuse


1
a
b
e
a
g
d
c
b
b
f

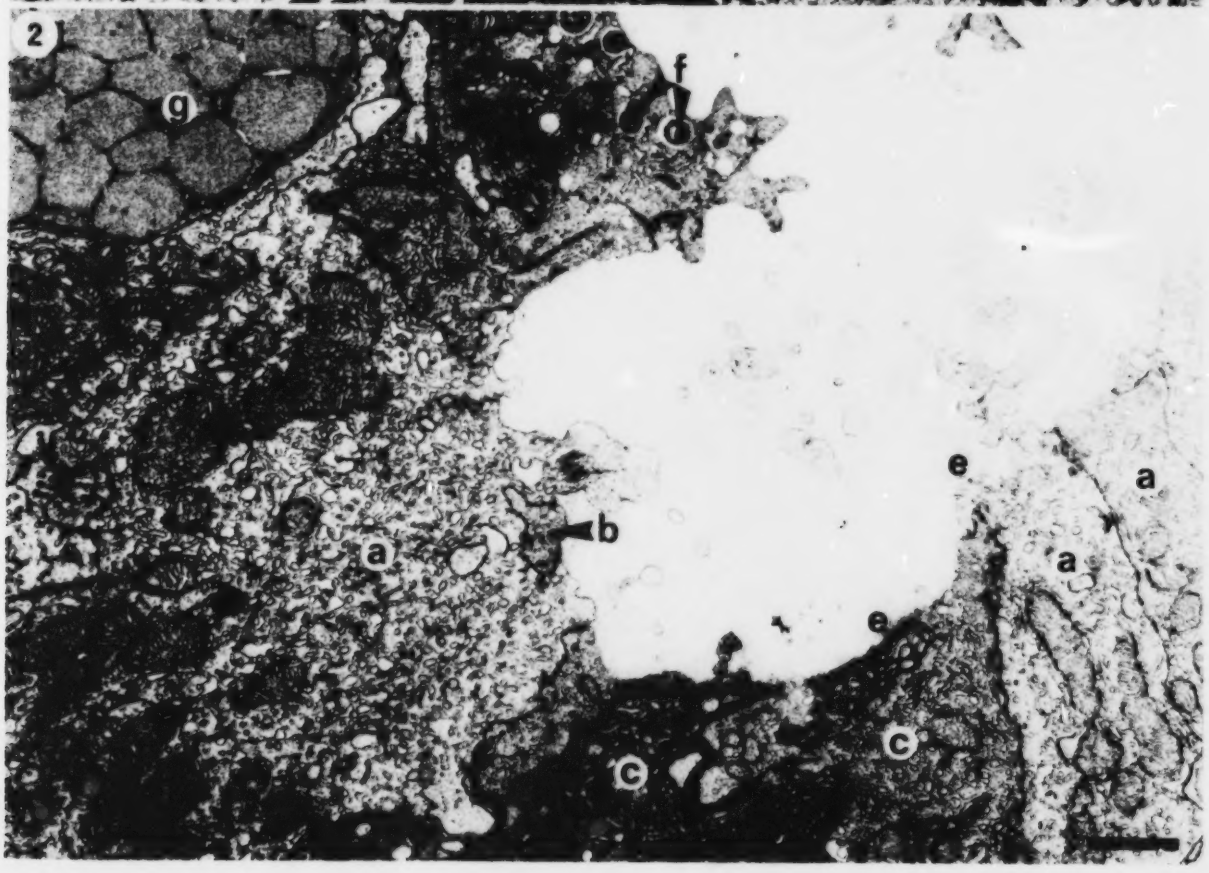

2
g
f
e
a
b
a
a
e
c
c

Plate 15. Interlamellar region: Apical cytoplasm of chloride cells (T.E.M.)

FIG. 1. Bar = 0.2 μm.
- a. Dark chloride cell
- b. Microvillus on apex of light chloride cell
- c. Microvesicle
- d. Filaments
- e. Mitochondrion
- f. Smooth endoplasmic reticulum
- g. Smooth tubular system

FIG. 2. Bar = 0.2 μm.
- a. Tight junction
- b. Desmosome
- c. Filaments

Planche 15. Région interlamellaire : cytoplasme apical de cellules acidophiles (MET)

FIG. 1. Échelle = 0,2 μm
- a. Cellule acidophile sombre
- b. Microvillosité à l'apex d'une cellule acidophile claire
- c. Microvésicule
- d. Filaments
- e. Mitochondrie
- f. Réticulum endoplasmique lisse
- g. Système tubulaire lisse

FIG. 2. Échelle = 0,2 μm
- a. Jonction serrée
- b. Desmosome
- c. Filaments

1
a
f
2

Plate 16. Gill lamella (T.E.M.)

Bar = 2 μm.

a. Dense granules in apical cytoplasm of outer layer of epithelial cells.
b. Nucleus of epithelial cell of inner layer
c. Mucous cell
d. Layer of collagen
e. Basement membrane
f. Pillar cell
g. Erythrocyte

Planche 16. Lamelle branchiale (MET)

Échelle = 2 μm

a. Grains denses dans le cytoplasme apical de la couche externe de cellules épithéliales
b. Noyau d'une cellule épithéliale de la couche interne
c. Cellule muqueuse
d. Couche de collagène
e. Membrane basale
f. Cellule en pilastre
g. Érythrocyte

c
a

Plate 17. Gill lamella: basal channel (T.E.M.)

Bar = 2 μm.

a. Nucleus of endothelial cell
b. Layer of collagen
c. Basement membrane
d. Erythrocyte
e. Nucleus of leukocyte
f. Fibroblast

Planche 17. Lamelle branchiale : canal basal (MET)

Échelle = 2 μm

a. Noyau d'une cellule endothéliale
b. Couche de collagène
c. Membrane basale
d. Érythrocyte
e. Noyau d'un leucocyte
f. Fibroblaste

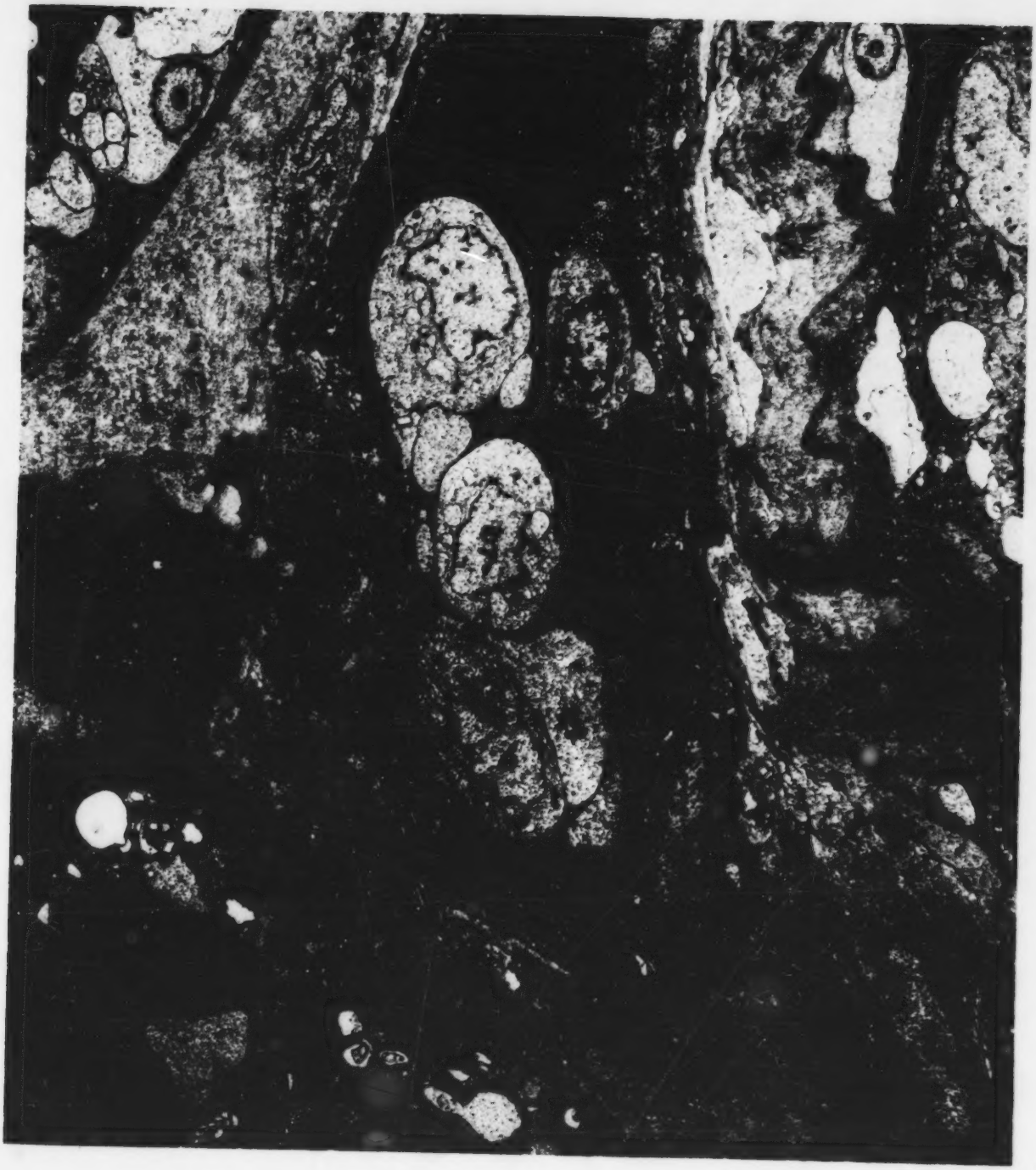


Plate 18. Gill lamella: part of basal channel (T.E.M.)

FIG. 1. Bar = 0.5 μm.
- a. Filaments in endothelial cell
- b. Complex boundary between two endothelial cells
- c. Dense granule
- d. Layer of collagen
- e. Basement membrane

FIG. 2. Bar = 1 μm.
- a. Nucleus of endothelial cell
- b. Small, circular dense granule
- c. Larger, less dense granule of irregular shape
- d. Desmosome
- e. Collagen
- f. Bundle of intracytoplasmic filaments
- g. Erythrocyte
- h. Nucleus of leukocyte

Planche 18. Lamelle branchiale : partie du canal basal (MET)

FIG. 1. Échelle = 0,5 μm
- a. Filaments dans une cellule endothéliale
- b. Limite complexe entre deux cellules endothéliales
- c. Grain dense
- d. Couche de collagène
- e. Membrane basale

FIG. 2. Échelle = 1 μm
- a. Noyau d'une cellule endothéliale
- b. Petit grain sphérique dense
- c. Grain plus gros et moins dense de forme irrégulière
- d. Desmosome
- e. Collagène
- f. Faisceau de filaments intracytoplasmiques
- g. Érythrocyte
- h. Noyau d'un leucocyte

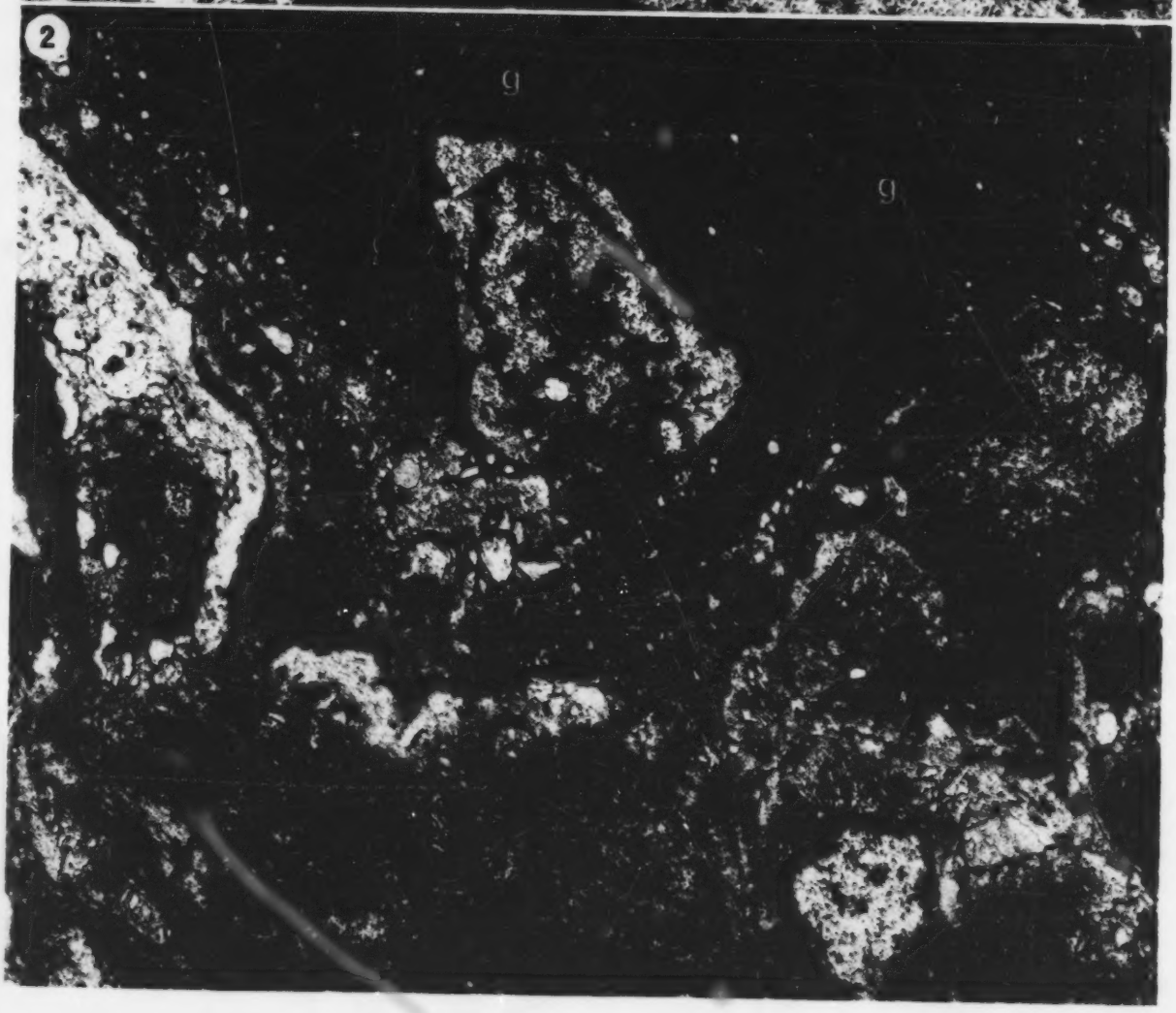

g
g

Plate 19. Gill lamella: Marginal channel (T.E.M.)

FIG. 1. Tip of lamella
Bar = 2 μm.
a. Nucleus of endothelial cell
b. Layer of collagen
c. Basement membrane
d. Nucleus of pillar cell
e. Column of collagen penetrating pillar cell
f. Erythrocyte
g. Epithelial cell of surface layer
h. Epithelial cell of inner layer
i. Mucous cell
j. Leukocyte

FIG. 2. Wall of marginal channel
Bar = 1 μm.
a. Nucleus of endothelial cell
b. Small, spherical dense granule
c. Larger, less dense granule with irregular shape
d. Layer of collagen
e. Basement membrane
f. Leukocyte

Planche 19. Lamelle branchiale : canal marginal (MET)

FIG. 1. Extrémité d'une lamelle
Échelle = 2 μm
a. Noyau d'une cellule endothéliale
b. Couche de collagène
c. Membrane basale
d. Noyau d'une cellule en pilastre
e. Colonne de collagène pénétrant dans une cellule en pilastre
f. Érythrocyte
g. Cellule épithéliale de la couche superficielle
h. Cellule épithéliale de la couche interne
i. Cellule muqueuse
j. Leucocyte

FIG. 2. Paroi d'un canal marginal
Échelle = 1 μm
a. Noyau d'une cellule endothéliale
b. Petit grain sphérique dense
c. Grain plus gros et moins dense de forme irrégulière
d. Couche de collagène
e. Membrane basale
f. Leucocyte

1
i
i
i
f
f
d
d
g

2

Plate 20. Gill lamella: chloride cells (T.E.M.)

FIG. 1. Bar = 1 μm.
- a. Nucleus
- b. Mitochondrion
- c. Smooth tubular system
- d. Apical crypt

} Chloride cell

- e. Epithelial cell of outer layer
- f. Epithelial cell of inner layer
- g. Mononuclear leukocyte
- h. Basement membrane

FIG. 2. Bar = 1 μm.
- a. Nucleus
- b. Mitochondrion
- c. Golgi apparatus
- d. Smooth tubular system
- e. Filaments

} Light chloride cell

- f. Dark chloride cell
- g. Epithelial cell of outer layer
- h. Mucous cell
- i. Desmosome
- j. Apical pit containing dense material

Planche 20. Lamelle branchiale : cellules acidophiles (MET)

FIG. 1. Échelle = 1 μm
- a. Noyau
- b. Mitochondrie
- c. Système tubulaire lisse
- d. Crypte apicale

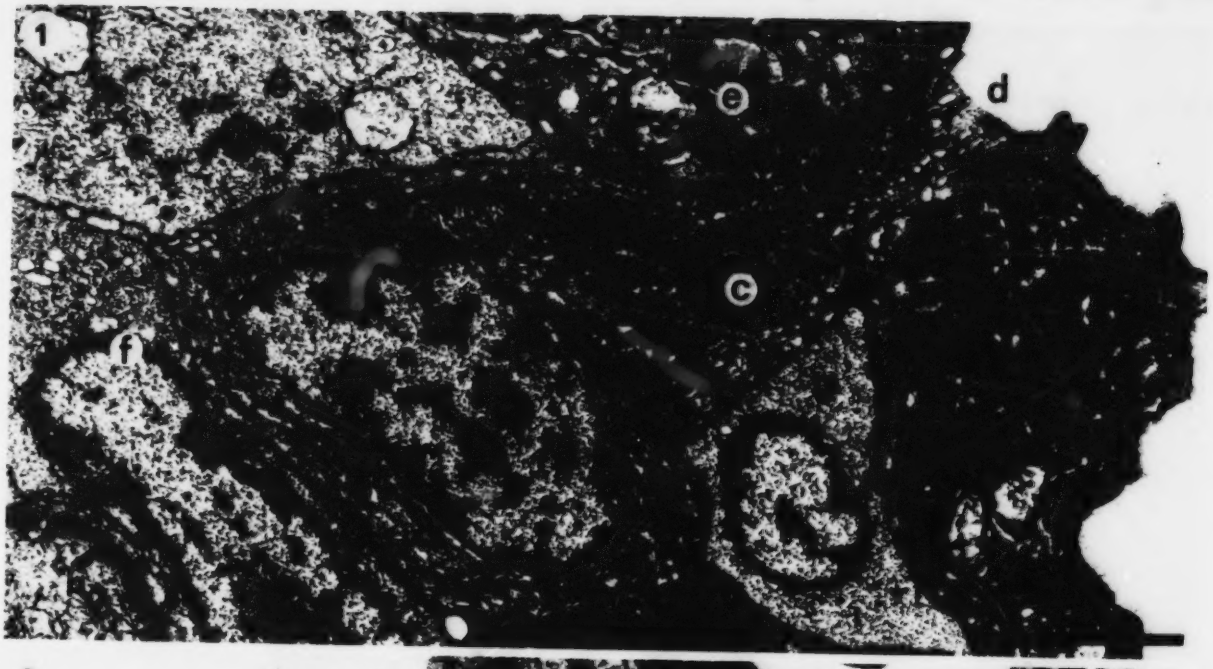
} Cellule acidophile

- e. Cellule épithéliale de la couche externe
- f. Cellule épithéliale de la couche interne
- g. Mononucléaire
- h. Membrane basale

FIG. 2. Échelle = 1 μm
- a. Noyau
- b. Mitochondrie
- c. Appareil de Golgi
- d. Système tubulaire lisse
- e. Filaments

} Cellule acidophile claire

- f. Cellule acidophile sombre
- g. Cellule épithéliale de la couche externe
- h. Cellule muqueuse
- i. Desmosome
- j. Crypte apicale contenant une substance dense


1
d
e
c
f

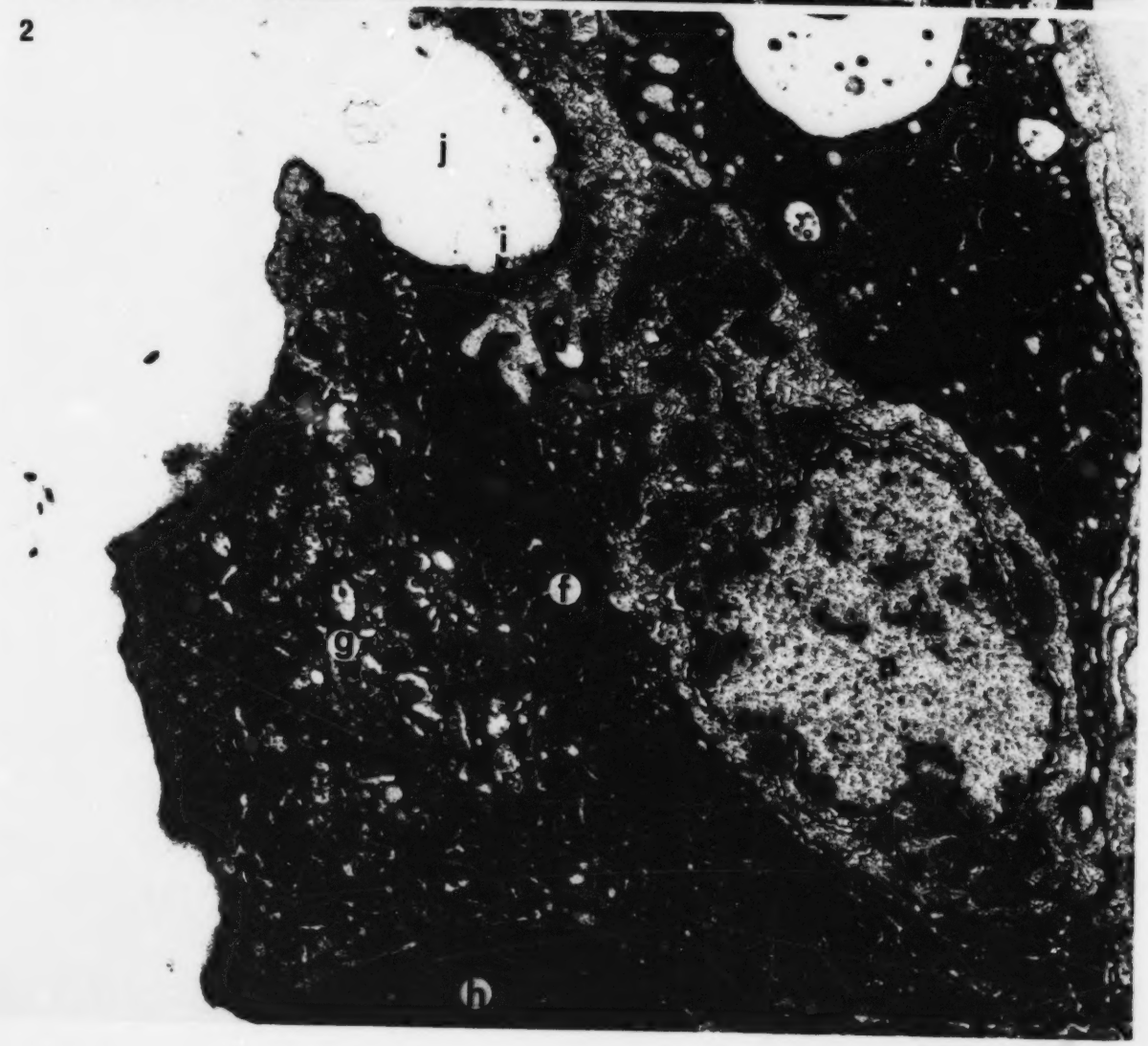

2
j
i
f
g
h

Plate 21. Gill lamella: epithelial cell surface (S.E.M.)

FIG. 1. Bar = 5 μm. (Karnovsky's).
- a. Bulge over epithelial cell nucleus
- b. Adjoining boundaries of two epithelial cells
- c. Microvilli

FIG. 2. Bar = 5 μm. (2% glutaraldehyde in seawater).
- a. Microridges on epithelial cell
- b. Adjoining boundaries of two epithelial cells

Planche 21. Lamelle branchiale : surface d'une cellule épithéliale (MEB)

FIG. 1. Échelle = 5 μm (Karnovsky)
- a. Saillie au-dessus du noyau d'une cellule épithéliale
- b. Limites de deux cellules épithéliales voisines
- c. Microvillosités

FIG. 2. Échelle = 5 μm (glutaraldéhyde 2 % dans de l'eau de mer)
- a. Microcrêtes sur une cellule épithéliale
- b. Limites de deux cellules épithéliales voisines

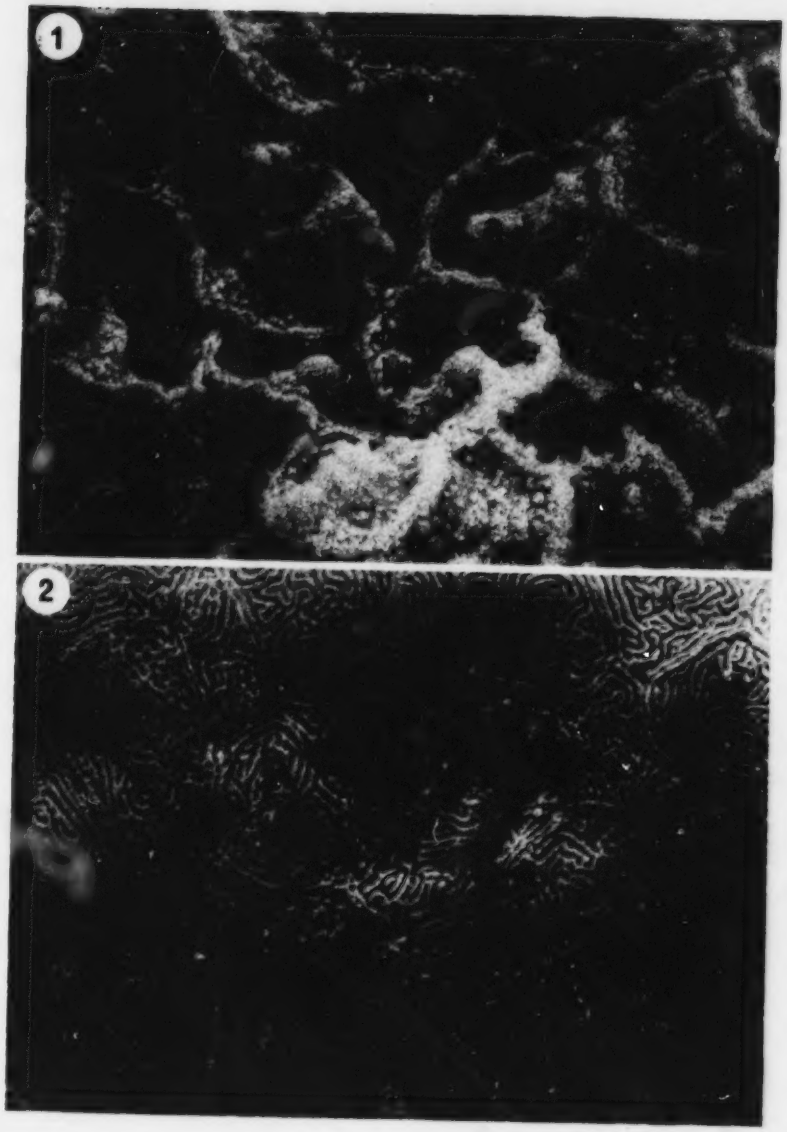

1
2

Plate 22. Gill lamella: epithelial cell surface (T.E.M.)

FIG. 1. Bar = 200 nm.
- a. Nucleus
- b. Electron dense, membrane bound granule
- c. Golgi apparatus
- d. Mitochondrion
- e. Filaments
- f. Rough endoplasmic reticulum
- g. Fibrous layer on surface of epithelial cell

FIG. 2. Junction between two epithelial cells.
Bar = 200 nm.
- a. Tight junction
- b. Desmosome
- c. Gap junction

Planche 22. Lamelle branchiale : surface d'une cellule épithéliale (MET)

FIG. 1. Échelle = 200 nm
- a. Noyau
- b. Grain opaque aux électrons fixé à la membrane
- c. Appareil de Golgi
- d. Mitochondrie
- e. Filaments
- f. Réticulum endoplasmique rugueux
- g. Couche fibreuse à la surface d'une cellule épithéliale

FIG. 2. Jonction entre deux cellules épithéliales
Échelle = 200 nm
- a. Jonction serrée
- b. Desmosome
- c. Jonction lacunaire

1
g
b
c
c
c
b

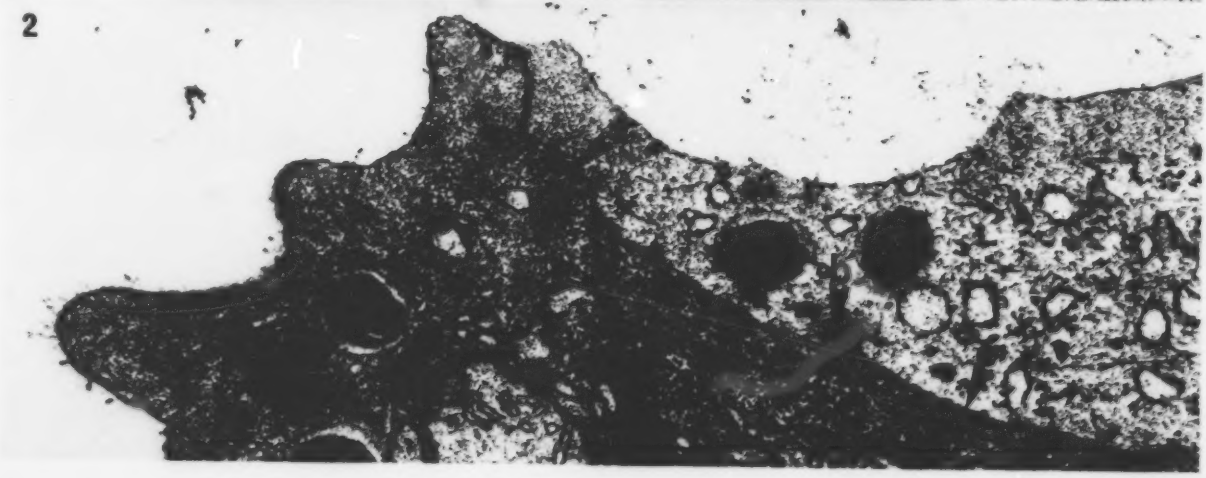

2

Plate 23. Gill lamella: pillar cell (T.E.M.)

Bar = 1 μm.

a. Nucleus of pillar cell
b. Filaments
c. Mitochondrion
d. Endoplasmic reticulum
e. Layer of collagen
f. Basement membrane
g. Epithelial cell
h. Erythrocyte
i. Leukocyte

Planche 23. Lamelle branchiale : cellule en pilastre (MET)

Échelle = 1 μm

a. Noyau d'une cellule en pilastre
b. Filaments
c. Mitochondrie
d. Réticulum endoplasmique rugueux
e. Couche de collagène
f. Membrane basale
g. Cellule épithéliale
h. Érythrocyte
i. Leucocyte

Plate 24. Gill lamella: pillar cell (T.E.M.)

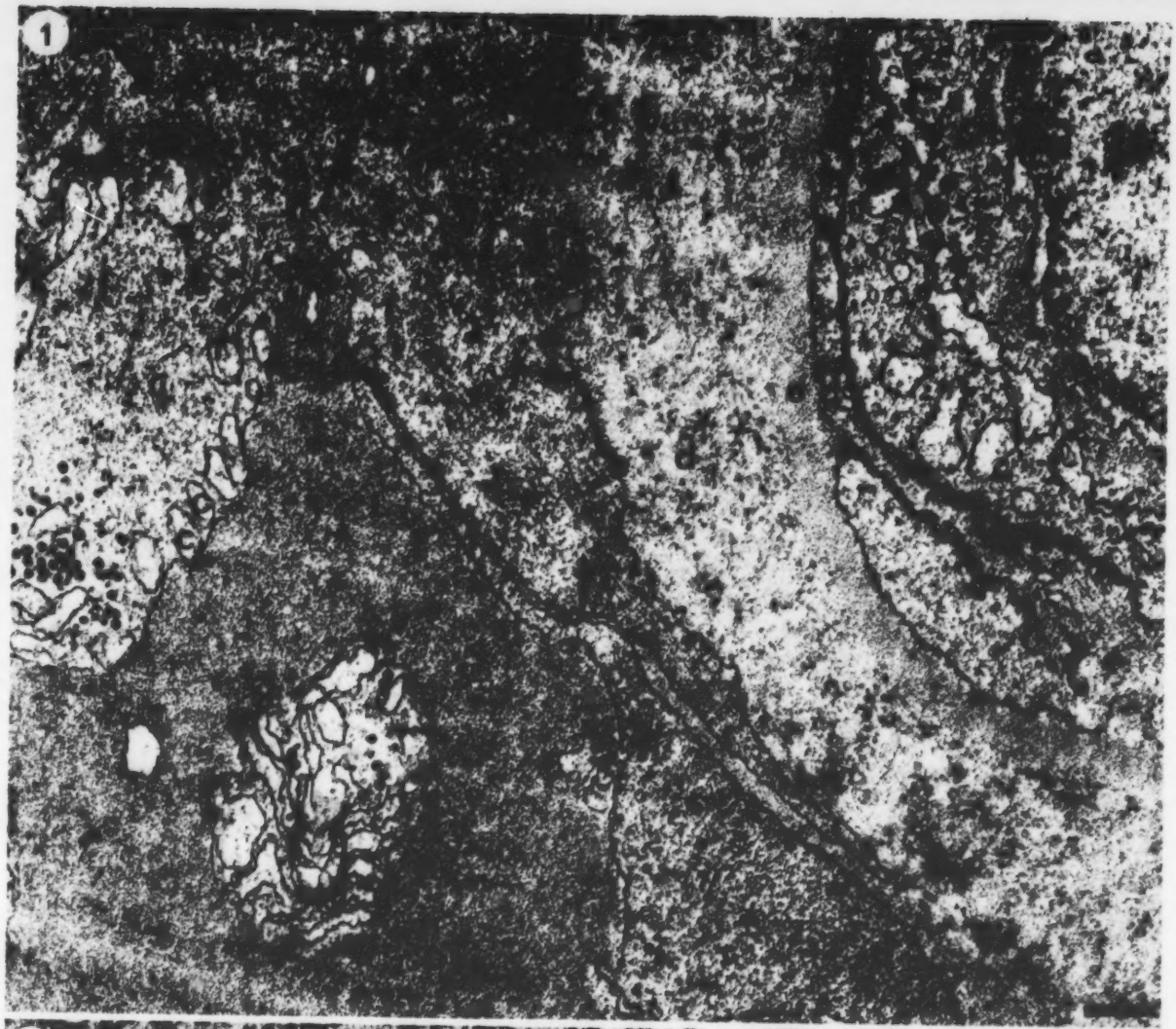
FIG. 1. Junction between pillar cell flanges.
Bar = 200 nm.
a. Fusion of adjacent membranes of junction
b. Filaments in pillar cell
c. Vesicle near surface of pillar cell
d. Layer of collagen
e. Basement membrane

FIG. 2. Junction between adjoining pillar cells.
Bar = 1 μm.
a. Convoluted junction between two pillar cells
b. Nucleus of pillar cell
c. Dense granule
d. Desmosome
e. Layer of collagen
f. Column of collagen in cytoplasm of pillar cell

Planche 24. Lamelle branchiale : cellule en pilastre (MET)

FIG. 1. Jonction entre les bords de cellules en pilastre
Échelle = 200 nm
a. Fusion des membranes adjacentes de jonction
b. Filaments dans une cellule en pilastre
c. Vésicule près de la surface d'une cellule en pilastre
d. Couche de collagène
e. Membrane basale

FIG. 2. Jonction entre des cellules en pilastre voisines
Échelle = 1 μm
a. Jonction circonvoluée entre deux cellules en pilastre
b. Noyau d'une cellule en pilastre
c. Grain dense
d. Desmosome
e. Couche de collagène
f. Colonne de collagène dans le cytoplasme d'une cellule en pilastre


1

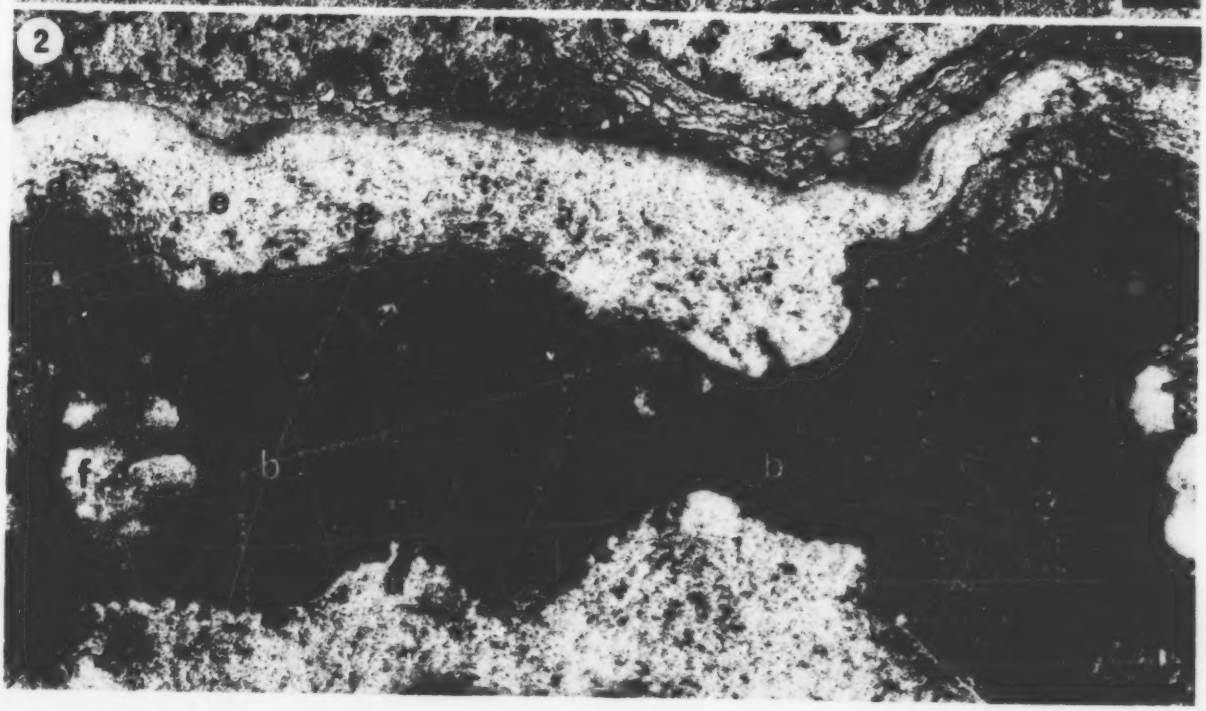

2
e
f
b
b

Plate 25. Gill lamella: T.S. junction between two pillar cells (T.E.M.)

Bar = 500 nm.

a. Nucleus of pillar cell
b. Convoluted junction between pillar cells
c. Collagen between plasmalemmas of adjoining pillar cells
d. Mitochondrion
e. Rough endoplasmic reticulum
f. Filaments sectioned transversely
g. Column of collagen in pillar cell
h. Infolding of plasmalemma extending to collagen
i. Erythrocyte

Planche 25. Lamelle branchiale : jonction de coupe transversale entre deux cellules en pilastre (MET)

Échelle = 500 nm
a. Noyau d'une cellule en pilastre
b. Jonction circonvoluée entre cellules en pilastre
c. Collagène entre les plasmalemmes de cellules en pilastre adjacentes
d. Mitochondrie
e. Réticulum endoplasmique rugueux
f. Coupe transversale de filaments
g. Colonne de collagène dans une cellule en pilastre
h. Replis du plasmalemme s'étendant jusqu'au collagène
i. Érythrocyte

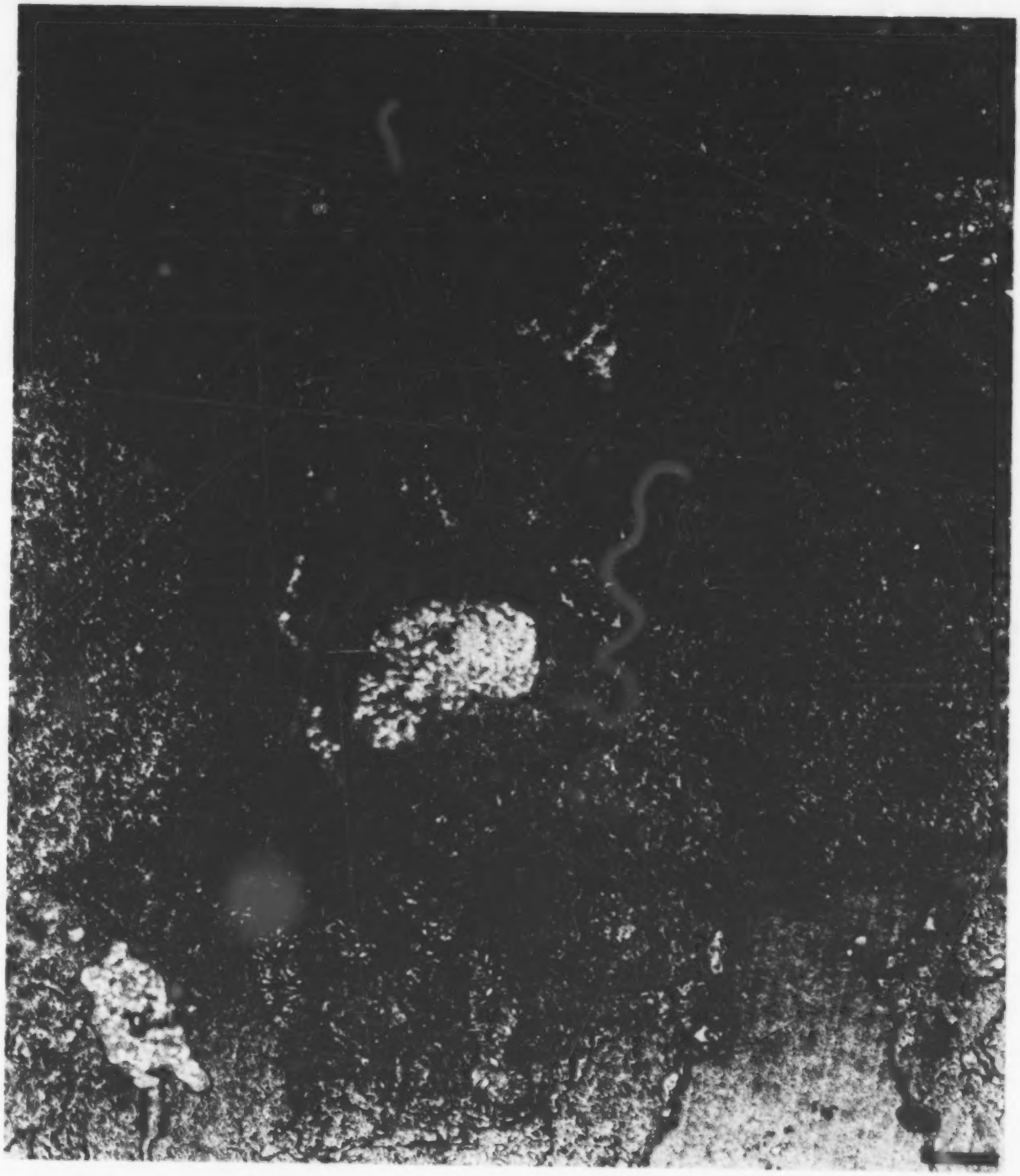


Plate 26. Gill lamella: corrosion cast (S.E.M.)

FIG. 1. Lamella separated from gill filament, photographed lying flat.
Bar = 50 μm.
a. Efferent lamellar arteriole
b. Marginal vessel
c. Basal vessel
d. Space where pillar cell was present

FIG. 2. Edges of overlapping lamellae on filament.
Bar = 50 μm.
a. Space where pillar cell was present.
b. Marginal vessel

Planche 26. Lamelle branchiale : pièce moulée obtenue par corrosion (MEB)

FIG. 1. Lamelle séparée du filament branchial, photographiée à plat
Échelle = 50 μm
a. Artériole lamellaire efférente
b. Vaisseau marginal
c. Vaisseau de base
d. Espace qui se trouvait occupé par une cellule en pilastre

FIG. 2. Bords de lamelles qui se chevauchent sur un filament
Échelle = 50 μm
a. Espace qui se trouvait occupé par une cellule en pilastre
b. Vaisseau marginal

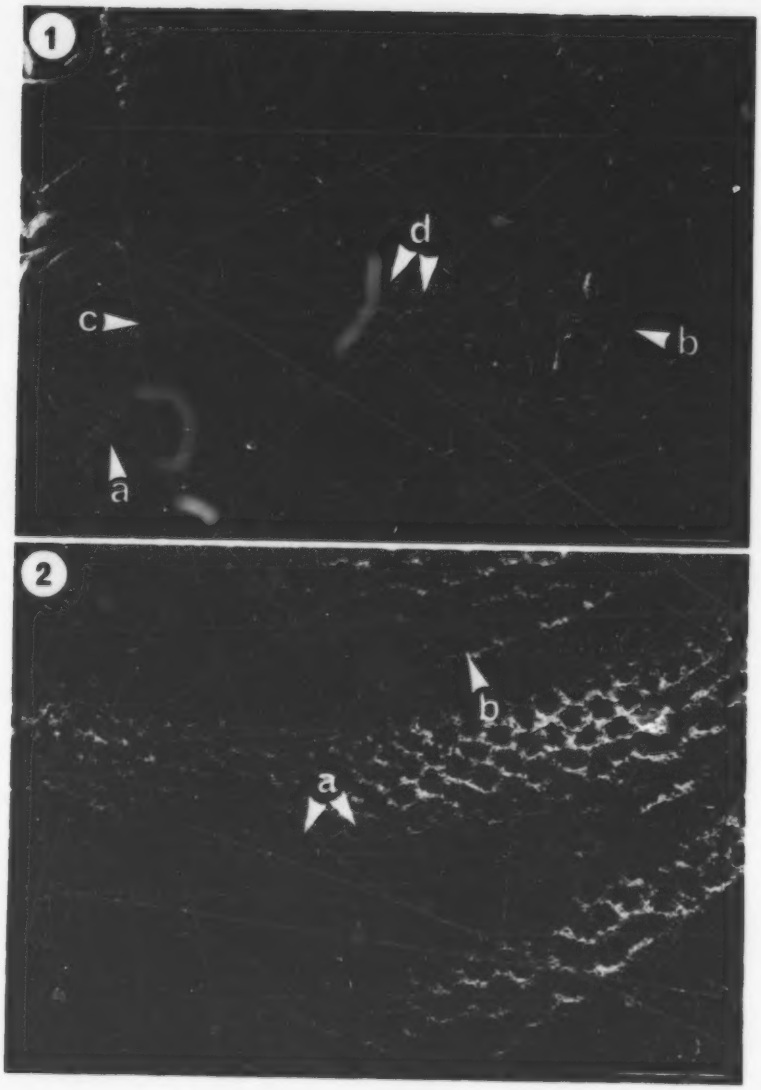

1
d
c
b
a
2
b
a

Plate 27. Raker (S.E.M. and L.M.)

FIG. 1. Surface of raker (S.E.M.)
Bar = 50 μm.
a. Taste bud
b. Squamous epithelial cells
c. Mucous cells

FIG. 2. Surface of raker (S.E.M.).
Bar = 5 μm.
a. Processes at apices of sensory cells of taste bud
b. Microridges on surface of epithelial cells

FIG. 3. Surface of raker (S.E.M.).
Bar = 5 μm.
a. Mucous cells with microvilli at the surface. Most are actively secreting mucus.
b. Microridges on surface of epithelial cell
c. Ridges at junction of two epithelial cells

FIG. 4. T.S. raker (L.M., Formalin, V.E.M.T.)
Bar = 100 μm.
a. Support bar of acellular bone
b. Epithelium

Planche 27. Branchicténie (MEB et MO)

FIG. 1. Surface d'une branchicténie (MEB)
Échelle = 50 μm
a. Bourgeon du goût
b. Cellules épithéliales pavimenteuses
c. Cellules muqueuses

FIG. 2. Surface d'une branchicténie (MEB)
Échelle = 5 μm
a. Processus à l'apex de cellules sensorielles d'un bourgeon du goût
b. Microcrêtes à la surface de cellules épithéliales

FIG. 3. Surface d'une branchicténie (MEB)
Échelle = 5 μm
a. Cellules muqueuses avec microvillosités à la surface. La plupart sont des cellules sécrétant activement du mucus.
b. Microcrêtes à la surface d'une cellule épithéliale
c. Crêtes à la jonction de deux cellules épithéliales

FIG. 4. Branchicténie. CT (MO, formol, VEMT)
Échelle = 100 μm
a. Baguette de soutien de l'os acellulaire
b. Épithélium

4

Plate 28. Copepods on gills and X-cell lesion. (Gross, colour)

FIG. 1. Copepods on gills. Operculum cut away to expose gills, fish photographed from right side. Note ragged appearance of gill filaments resulting from presence of parasites.
a. Trunk of genital process
b. Abdomen
c. Egg sacs
} *Lernaeocera branchialis*
d. *Clavella adunca*
e. Rakers on first gill arch

FIG. 2. *Clavella adunca*. Photographed with Tessovar system.
Bar = 500 μm.
a. Cephalothorax (reflexed over abdomen)
b. Abdomen
c. Egg sac
d. Mouth
e. Male

FIG. 3. X-cell lesion. Operculum lifted to show lesion.
a. Pseudobranch
b. X-cell lesion
c. First gill arch

Planche 28. Copépodes sur les branchies et lésion de la cellule X. (Macroscopique, coloration)

FIG. 1. Copépodes sur des branchies. Excision de l'opercule afin d'exposer les branchies et poisson photographié sur le côté droit. Remarquer l'apparence effilochée des filaments branchiaux résultant de la présence de parasites.
a. Tronc du processus génital
b. Abdomen
c. Sacs ovigères
} *Lernaeocera branchialis*
d. *Clavella adunca*
e. Branchicténies sur le premier arc branchial

FIG. 2. *Clavella adunca*. Photographiée au moyen du système Tessovar.
Échelle = 500 μm
a. Céphalothorax (replié sur l'abdomen)
b. Abdomen
c. Sac ovigère
d. Bouche
e. Mâle

FIG. 3. Lésion de la cellule X. L'opercule est relevé pour montrer la lésion.
a. Pseudobranchie
b. Lésion de la cellule X
c. Premier arc branchial

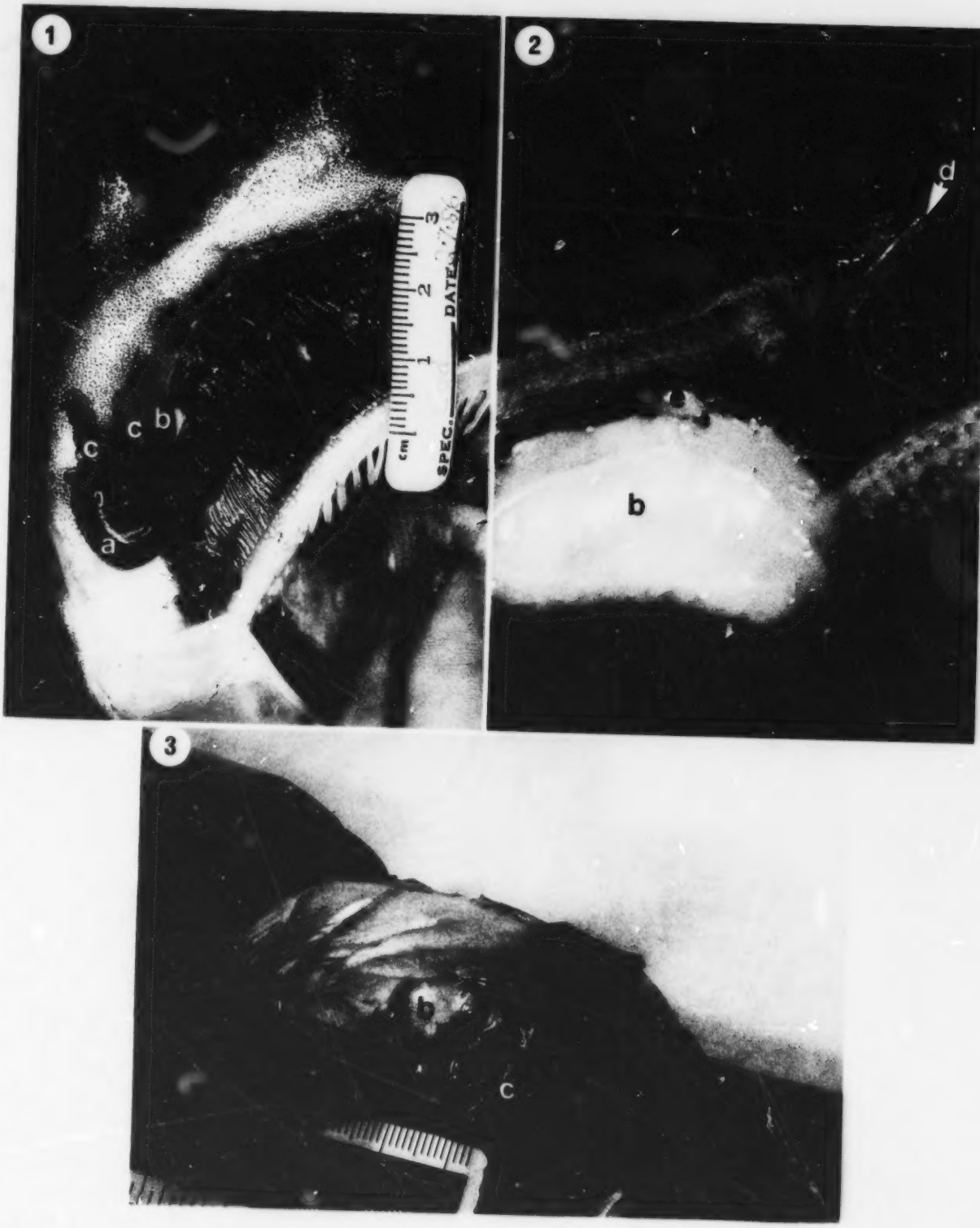

1
c
c b
a
cm
SPEC.
DATE
2
d
b
3
b
c

Plate 29. Abnormalities in gills (S.E.M. and L.M.)

FIG. 1. *Clavella adunca* (S.E.M.)
Bar = 1 mm.
a. Mouth
b. Cephalothorax
c. Abdomen
d. Egg sacs
e. Hypertrophied region of gill filament where bulla is attached
f. Gill filament

FIG. 2. Gill filament at point where *C. adunca* was attached. (S.E.M.).
Bar = 100 µm.
a. Region of hypertrophy where bulla of *C. adunca* was attached
b. Gill lamellae

FIG. 3. Nodule of microsporidian *Loma morhua*. (Formalin, J.B.4., H. and E.).
Bar = 20 µm.
a. Spores of *L. morhua*
b. Gill lamella

FIG. 4. Nodule of unknown etiology (Formalin, H. and E.)
Bar = 100 µm.
a. Core vesicles
b. Median band
c. Fibroblasts
d. Gill lamellae

FIG. 5. Lamellar hypertrophy and fusion (Formalin, P.A.S.).
Bar = 100 µm.
a. Remains of capillary sheets of lamellae
b. Connective tissue
c. Mucous cells in epithelium

Planche 29. Anomalies au niveau des branchies (MEB et MO)

FIG. 1. *Clavella adunca* (MEB)
Échelle = 1 mm
a. Bouche
b. Céphalothorax
c. Abdomen
d. Sacs ovigères
e. Région hypertrophiée du filament branchial au point de fixation de la bulla
f. Filament branchial

FIG. 2. Filament branchial au point de fixation de *C. adunca* (MEB)
Échelle = 100 µm
a. Région hypertrophiée au point de fixation de la bulla de *C. adunca*
b. Lamelles branchiales

FIG. 3. Nodule de la microsporidie *Loma morhua*. (Formol, J.B.4., H et É)
Échelle = 20 µm
a. Spores de *L. morhua*
b. Lamelle branchiale

FIG. 4. Nodule d'étiologie inconnue (Formol, H et É)
Échelle = 100 µm
a. Vésicules centrales
b. Bande médiane
c. Fibroblastes
d. Lamelles branchiales

FIG. 5. Hypertrophie et fusion d'une lamelle (Formol, PAS)
Échelle = 100 µm
a. Vestiges de feuillets capillaires de lamelles
b. Tissu conjonctif
c. Cellules muqueuses dans l'épithélium

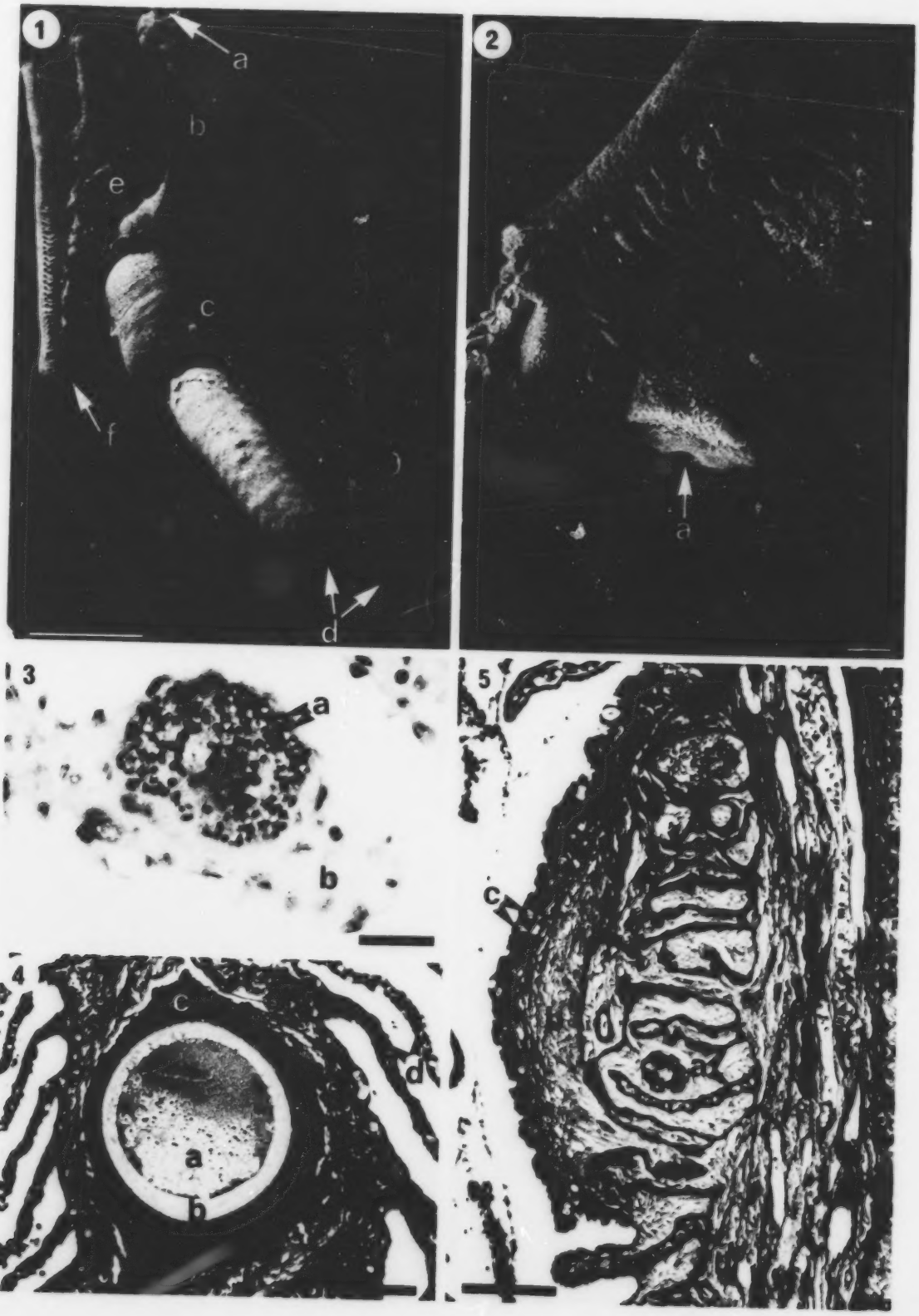

1
a
b
e
c
f
d
2
a
3
a
b
4
c
d
a
b
5
c

Plate 30. Pseudobranch (L.M.)

FIG. 1. T.S. pseudobranch (Formalin, H. and E.).
Bar = 300 μm.
a. Lamellae
b. Supporting rod
c. Afferent primary pseudobranch artery
d. Afferent secondary pseudobranchial artery
e. Vein
f. Loose connective tissue
g. Epithelium covering pseudobranch

FIG. 2. Supporting rod of pseudobranch (Formalin, J.B.4., Van Gieson).
Bar = 100 μm.
a. Cartilage
b. Acellular bone
c. Lamellae

FIG. 3. Lamellae of pseudobranch (Formalin, J.B.4. Van Gieson).
Bar = 10 μm.
a. Capillary sheet
b. Pseudobranch cells
c. Binucleate (?) pseudobranch cell

FIG. 4. Epithelial covering of pseudobranch (Formalin, H. and E.).
Bar = 100 μm.
a. Taste bud
b. Mucous cells
c. Stratified epithelium
d. Dense connective tissue
e. Loose connective tissue
f. Artery
g. Lamellae

Planche 30. Pseudobranchie (MO)

FIG. 1. Pseudobranchie. CT. (Formol, H et É)
Échelle = 300 μm
a. Lamelles
b. Baguette de soutien
c. Artère pseudobranchiale afférente primaire
d. Artère pseudobranchiale afférente secondaire
e. Veine
f. Tissu conjonctif lâche
g. Épithélium recouvrant une pseudobranchie

FIG. 2. Baguette de soutien d'une pseudobranchie (Formol, J.B.4., Van Gieson).
Échelle = 100 μm
a. Cartilage
b. Os acellulaire
c. Lamelles

FIG. 3. Lamelles d'une pseudobranchie (Formol, J.B.4., Van Gieson)
Échelle = 10 μm
a. Feuillet capillaire
b. Cellules pseudobranchiales
c. Cellule pseudobranchiale binucléée (?)

FIG. 4. Épithélium recouvrant une pseudobranchie (Formol, H et É)
Échelle = 100 μm
a. Bourgeon du goût
b. Cellules muqueuses
c. Épithélium stratifié
d. Tissu conjonctif dense
e. Tissu conjonctif lâche
f. Artère
g. Lamelles

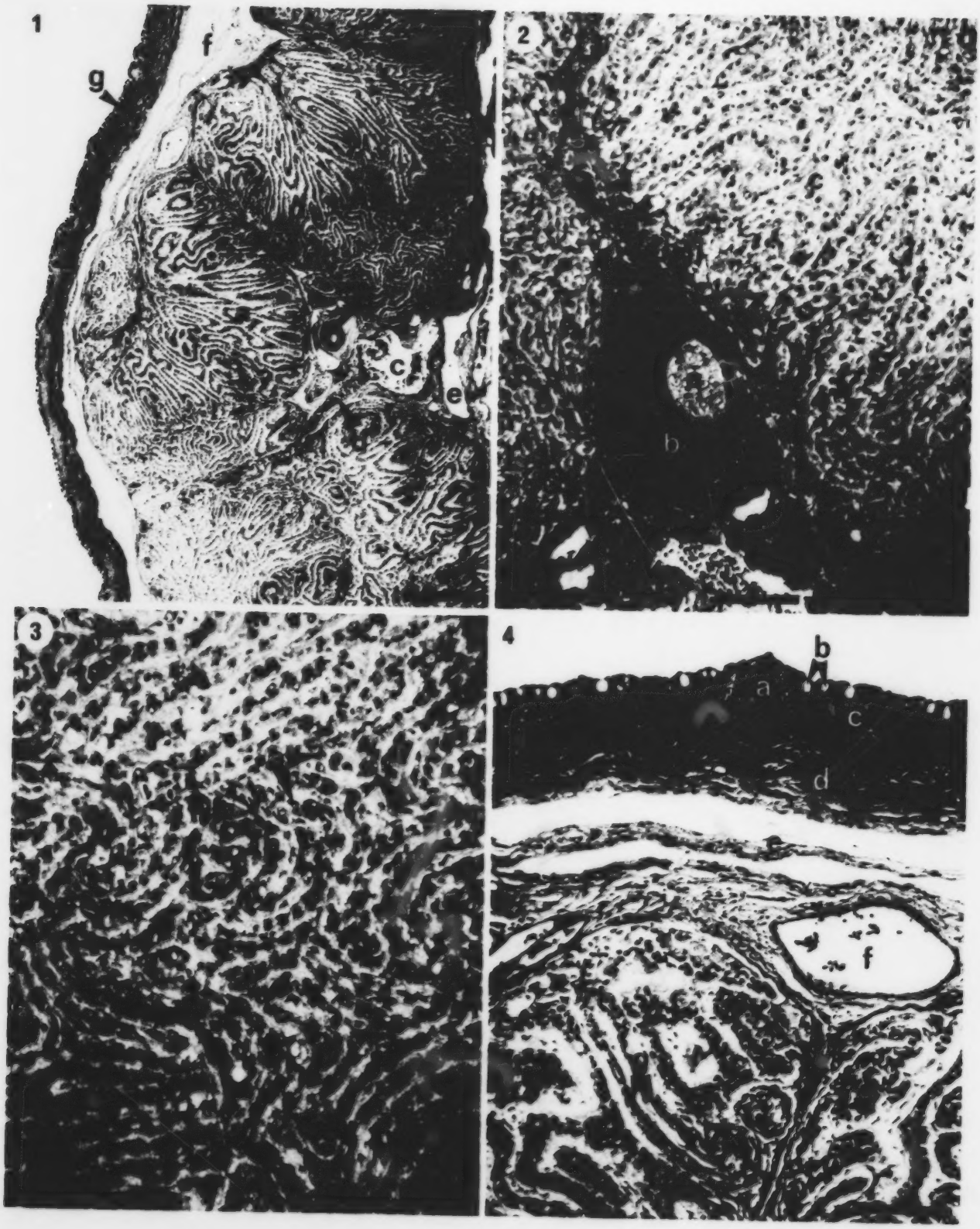

1
g
f
c
e
2
b
3
4
b
a
c
d
f

Plate 31. Pseudobranch (S.E.M. and T.E.M.)

FIG. 1. (S.E.M.).
Bar = 50 μm.
a. Taste bud

FIG. 2. (S.E.M.).
Bar = 5 μm.
a. Microridges on epithelial cells
b. Mucous cell

FIG. 3. (T.E.M.).
Bar = 2 μm.
a. Nucleus of pillar cell
b. Nucleus of light pseudobranch cell
c. Darker pseudobranch cell
d. Erythrocyte in capillary sheet
e. Flange of pillar cell

Planche 31. Pseudobranchie (MEB et MET)

FIG. 1. (MEB)
Échelle = 50 μm
a. Bourgeon du goût

FIG. 2. (MEB)
Échelle = 5 μm
a. Microcrêtes sur des cellules épithéliales
b. Cellule muqueuse

FIG. 3. (MET)
Échelle = 2 μm
a. Noyau d'une cellule en pilastre
b. Noyau d'une cellule pseudobranchiale claire
c. Cellule pseudobranchiale sombre
d. Érythrocyte dans un feuillet capillaire
e. Bord d'une cellule en pilastre

b
e
d
d

Plate 32. Pseudobranch (T.E.M.)

FIG. 1. Lamellae.
Bar = 2 μm.
a. Nucleus (lobed?) of pseudobranch cell
b. Mitochondria
c. Nucleus of fibroblast between lamellae
d. Erythrocyte in capillary sheet

FIG. 2. Binucleate pseudobranch cell.
Bar = 1 μm.
a. Nucleus
b. Nucleolus
c. Mitochondrion

Planche 32. Pseudobranchie (MET)

FIG. 1. Lamelles
Échelle = 2 μm
a. Noyau (lobé ?) d'une cellule pseudobranchiale
b. Mitochondries
c. Noyau d'un fibroblaste entre des lamelles
d. Érythrocyte dans un feuillet capillaire

FIG. 2. Cellule pseudobranchiale binucléée
Échelle = 1 μm
a. Noyau
b. Nucléole
c. Mitochondrie

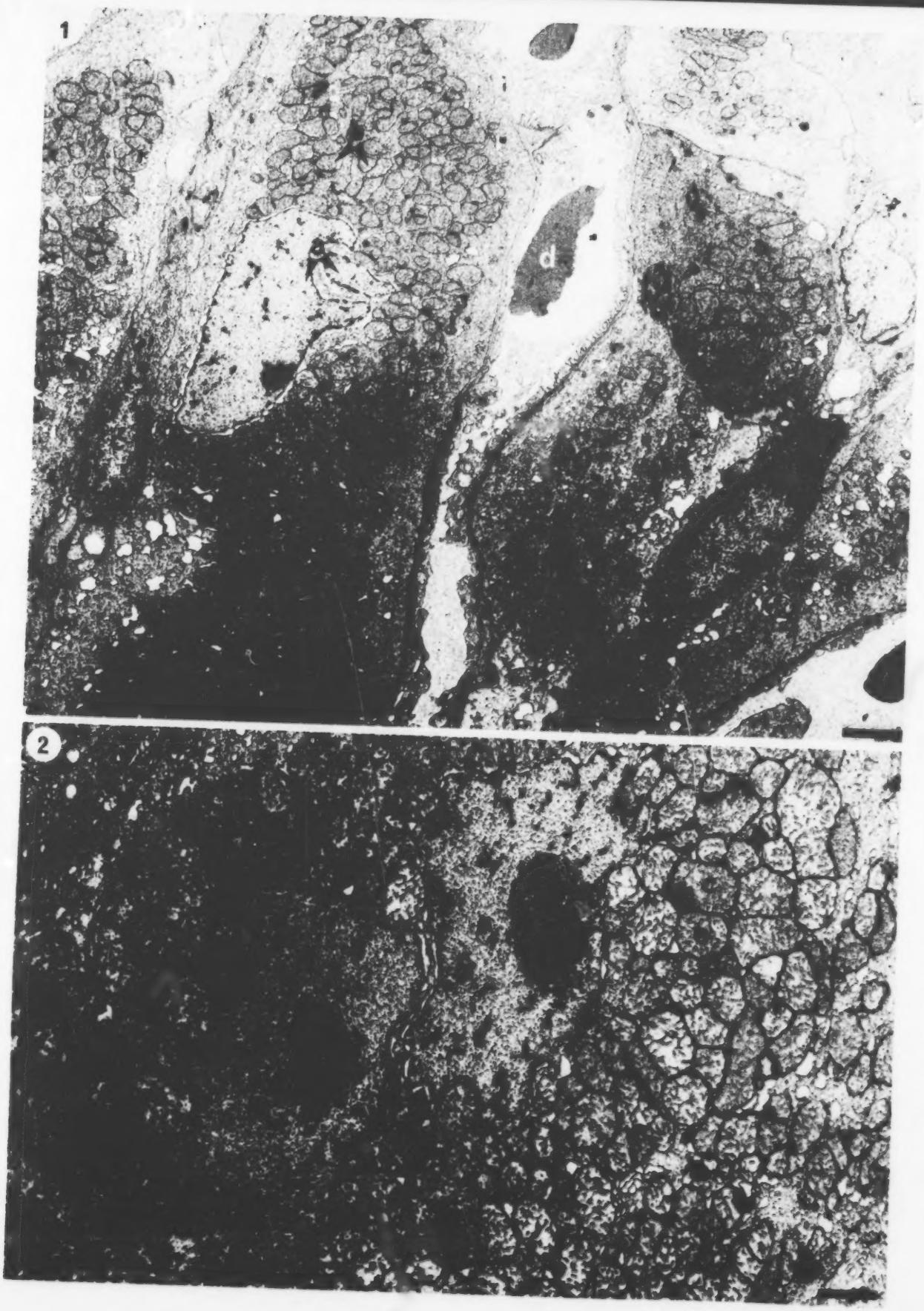

1
d
2

Plate 33. Pseudobranch (T.E.M.)

Bar = 1 μm.

a. Desmosome
b. Mitochondrion
c. Smooth tubules
d. Filaments in cytoplasm
e. Nucleus of pillar cell
f. Pillar cell flange
g. Basement membrane
h. Capillary sheet
i. Continuity of smooth tubule with plasmalemma of pseudobranch cell
j. Smooth tubules aligned parallel to each other

Planche 33. Pseudobranchie (MET)

Échelle = 1 μm

a. Desmosome
b. Mitochondrie
c. Tubules lisses
d. Filaments dans le cytoplasme
e. Noyau d'une cellule en pilastre
f. Bord d'une cellule en pilastre
g. Membrane basale
h. Feuillet capillaire
i. Tubule lisse en continuité avec le plasmalemme d'une cellule pseudobranchiale
j. Tubules lisses alignés parallèlement les uns aux autres

h
h

Plate 34. Pseudobranch (T.E.M.)

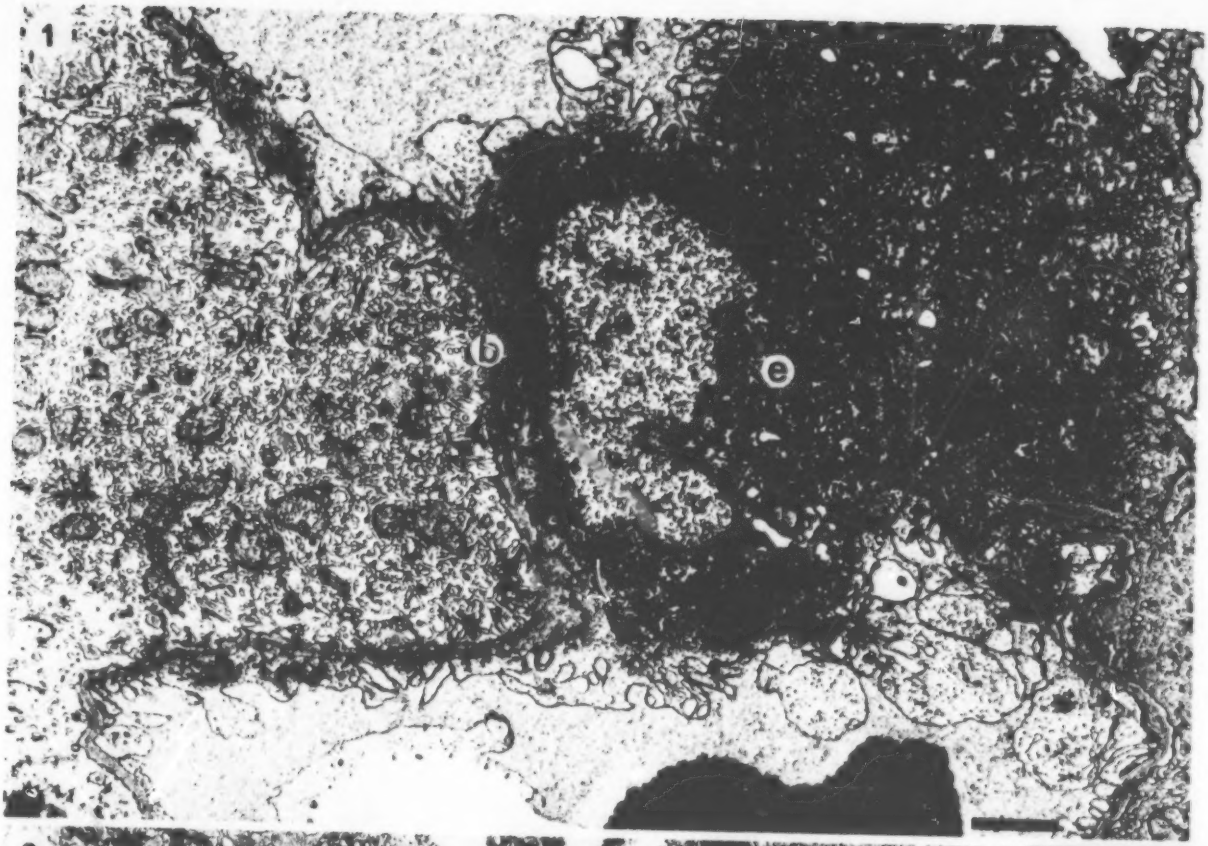
FIG. 1. Pillar cell
Bar = 1 μm.
a. Nucleus
b. Filaments in cytoplasm
c. Mitochondrion
d. Column of collagen
e. Golgi apparatus
f. Junction between smooth tubule and plasmalemma of pseudobranch cell

FIG. 2. Wall of arteriole
Bar = 1 μm.
a. Small, circular, dense vesicles in endothelial cell
b. Larger, irregular, less dense vesicles in endothelial cell
c. Desmosomes
d. Collagen
e. Bundles of filaments in cells surrounding endothelium

Planche 34. Pseudobranchie (MET)

FIG. 1. Cellule en pilastre
Échelle = 1 μm
a. Noyau
b. Filaments dans le cytoplasme
c. Mitochondrie
d. Colonne de collagène
e. Appareil de Golgi
f. Jonction entre un tubule lisse et le plasmalemme d'une cellule pseudobranchiale

FIG. 2. Paroi d'une artériole
Échelle = 1 μm
a. Petites vésicules circulaires denses dans une cellule endothéliale
b. Vésicules irrégulières plus grosses et moins denses dans une cellule endothéliale
c. Desmosomes
d. Collagène
e. Faisceaux de filaments dans des cellules entourant l'endothélium


1
b
e

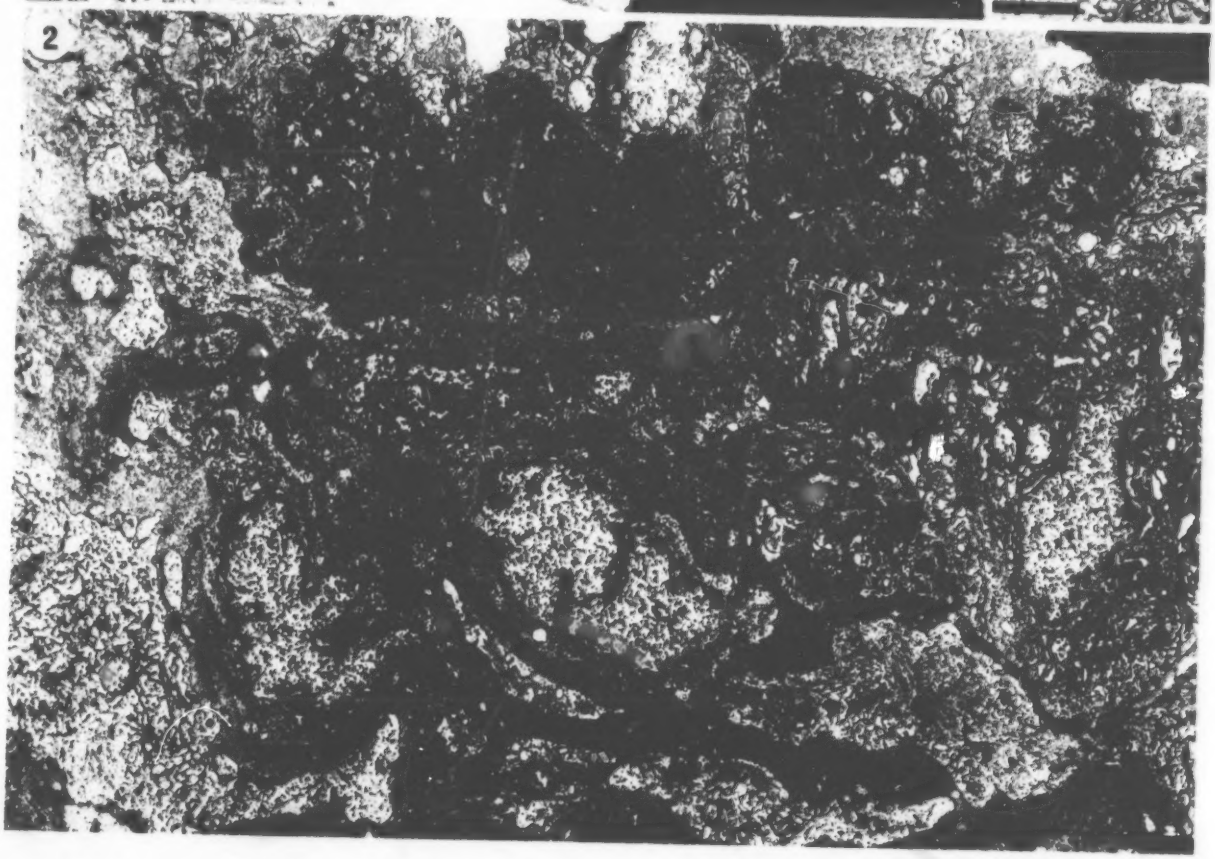

2

Plate 35. X-cell lesion (T.E.M.)

Bar = 1 µm.

a. Cytoplasm
b. Nucleolus
c. Lipid droplet
d. Mitochondrion

} X-cell

e. Cytoplasm of envelope cell
f. Nucleus of fibroblast from connective tissue surrounding lesion.

Planche 35. Lésion d'une cellule X (MET)

Échelle = 1 µm

a. Cytoplasme
b. Nucléole
c. Gouttelette de lipide
d. Mitochondrie

} Cellule X

e. Cytoplasme d'une cellule de l'enveloppe
f. Noyau d'un fibroblaste provenant du tissu conjonctif entourant la lésion

d